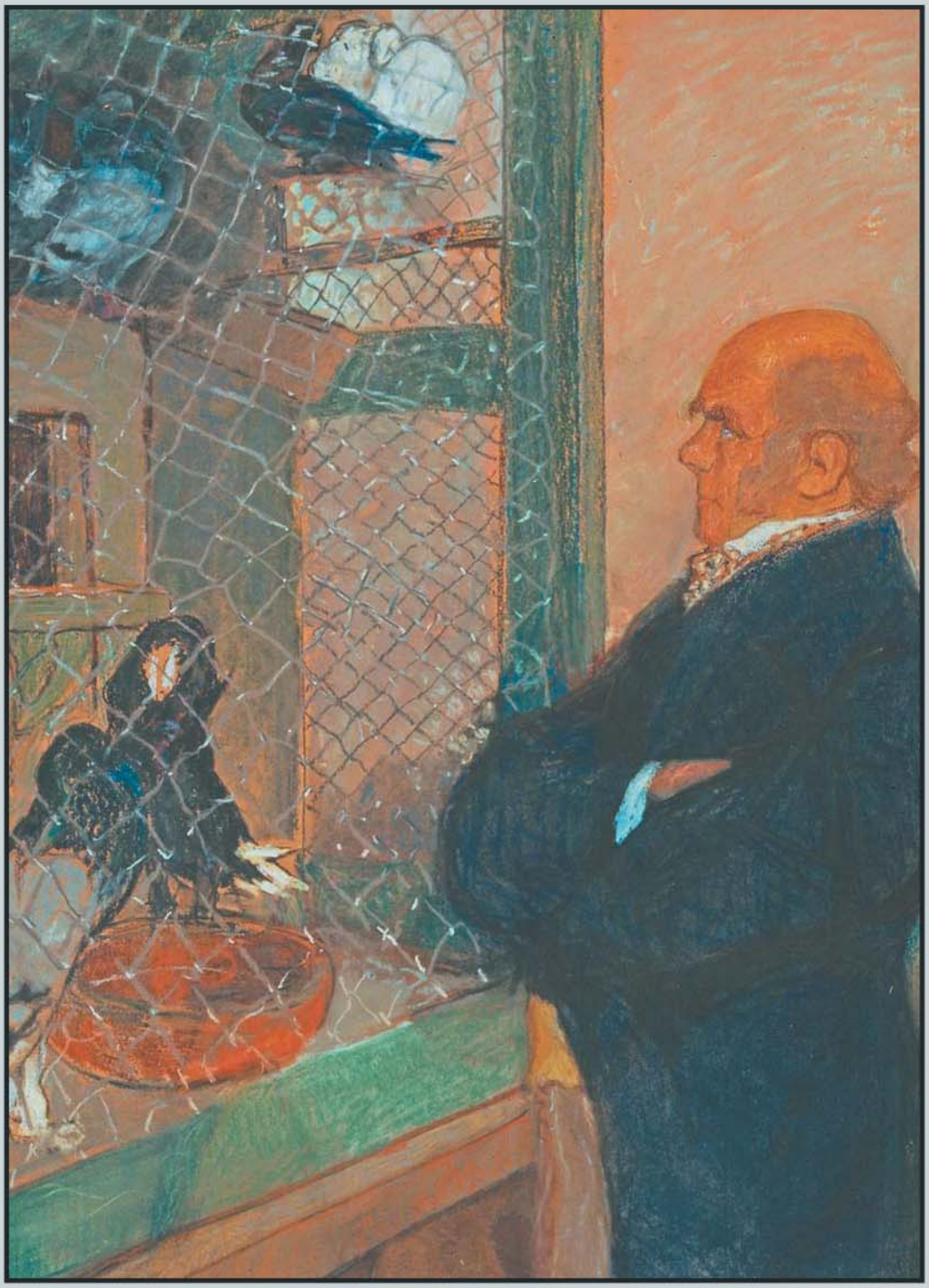
ПРИРОДА

3 09



Специальный выпуск
К 200-ЛЕТИЮ ЧАРЛЗА ДАРВИНА
К 150-ЛЕТИЮ «ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ»

В НОМЕРЕ:

4 **Бородин П.М.**
Перечитывая «Происхождение видов»
Анализ книги, написанной 150 лет назад, показывает, насколько она современна, насколько хорошо в нее встраиваются новейшие открытия, полученные в самых разных областях естественных наук.

13 **Голубовский М.Д.**
Дарвин и Уоллес: парадоксы соавторства и несогласия
Эти два великих человека, почти одновременно пришедших к идее естественного отбора, со временем разошлись во взглядах на эволюционную природу человека.

20
Письма Дарвина Лайелю и Гукеру после получения статьи Уоллеса

22 **Журавлев А.Ю.**
Тени зарытых предков
«Кембрийский взрыв» явил на свет почти все многообразие нынешних типов многоклеточных. Это и были постепенные переходные формы, существование которых предсказал Дарвин, сетовавший на неполноту геологической летописи.

30 **Наугольных С.В.**
Дарвинизм и палеоботаника: факты и гипотезы
Триада дарвиновской теории эволюции — наследственность, изменчивость и естественный отбор — прекрасно прослеживается в растительном мире древних эпох.

40 **Малахов В.В.**
Революция в зоологии: новая система билатерий
В настоящее время назрел конфликт между классическими зоологами и молекулярными генетиками во взглядах на филогению и классификацию животных. К истинному же пониманию эволюции животного царства можно прийти только объединенными усилиями.

55 **Чернышев А.В.**
Эволюционная «гонка вооружений» у немертин
В результате длительной эволюции у немертин (червей с длинным хоботом) появилось разнообразное и эффективное оружие для убийства — ядовитые иглы-стилеты.

63 **Смирнов Г.Б.**
Эволюция бактериальных геномов: потери и приобретения
Вклад Дарвина в биологию неоспорим, однако объем знаний, на которые он мог опереться, формулируя теорию естественного отбора, несоизмерим с современным.

70 **Першина Л.А.**
Видообразование через отдаленную гибридизацию
Поставленные Дарвином вопросы о проблемах скрещивания разных видов до сих пор представляют интерес для генетиков и цитологов.

76 **Сураков А.А.**
Феномен бабочки в эволюции
Со времен Дарвина в области лепидоптерологических исследований достигнуто немало успехов и на многие вопросы, вызывавшие порой жаркие дискуссии, уже получены ответы.

Рецензии

86 **Голубовский М.Д.**
Биография теории Дарвина
(на кн.: Галл Я.М. Формирование эволюционной теории Чарльза Дарвина)

88 **Зубарева О.А.**
Сны о науке: жизнь Чарлза Дарвина в русском воображении

В конце номера

93
Женюсь, женюсь...

Special Issue
TO 200TH ANNIVERSARY OF CHARLES DARWIN
TO 150TH ANNIVERSARY OF «ORIGIN OF SPECIES»

CONTENTS:

4 **Borodin P.M.**
Rereading «Origin of Species»
Analysis of the book written 150 years ago shows how actual it is, how well the most recent discoveries obtained in very diverse fields of natural science fit into it.

13 **Golubovsky M.D.**
Darwin and Wallace: Paradoxes of Co-authorship and Disagreement
These two great men, who almost simultaneously embraced the idea of natural selection, in the course of time diverged in opinion on evolutionary nature of humans.

20
Letters by Darwin to Lyell and Hooker after Receiving an Article by Wallace

22 **Zhuravlev A.Yu.**
Shadows of Buried Ancestors
«Cambrian Explosion» revealed almost the whole diversity of extant types of multicellular organisms. These were transitional forms whose existence Darwin predicted, lamenting about incompleteness of fossil record.

30 **Naugolnykh S.V.**
Darwinism and Paleobotany: Facts and Hypotheses
The triad of Darwinian evolution theory — heredity, variation and natural selection — is perfectly traced down in flora of ancient geologic periods.

40 **Malakhov V.V.**
Revolution in Zoology: A New System of Bilaterata
Today a conflict ripened between classical zoologists and molecular geneticists in views on animal phylogeny and taxonomy. But true understanding of evolution of animal kingdom is achievable only by joint efforts.

55 **Chernyshov A.V.**
Evolutional «Arms Race» in Nemertinea
In the result of a long evolution Nemertinea (worms with a long proboscis) acquired diverse and efficient deadly weapons — poisonous needles-stilettos.

63 **Smirnov G.B.**
Evolution of Bacterial Genomes: Losses and Acquisitions
Darwin's contribution to biology is irrefutable, but the volume of knowledge on which he was able to rely in formulation of natural selection theory, was incomparable to the present one.

70 **Pershina L.A.**
Speciation through Remote Hybridization
The questions about problems of interbreeding of different species posed by Darwin are still of interest to geneticists and cytologists.

76 **Surakov A.A.**
Butterfly Phenomenon in Evolution
Since Darwin many advances in lepidopterology were achieved, and a lot of questions once aroused heated arguments are already answered.

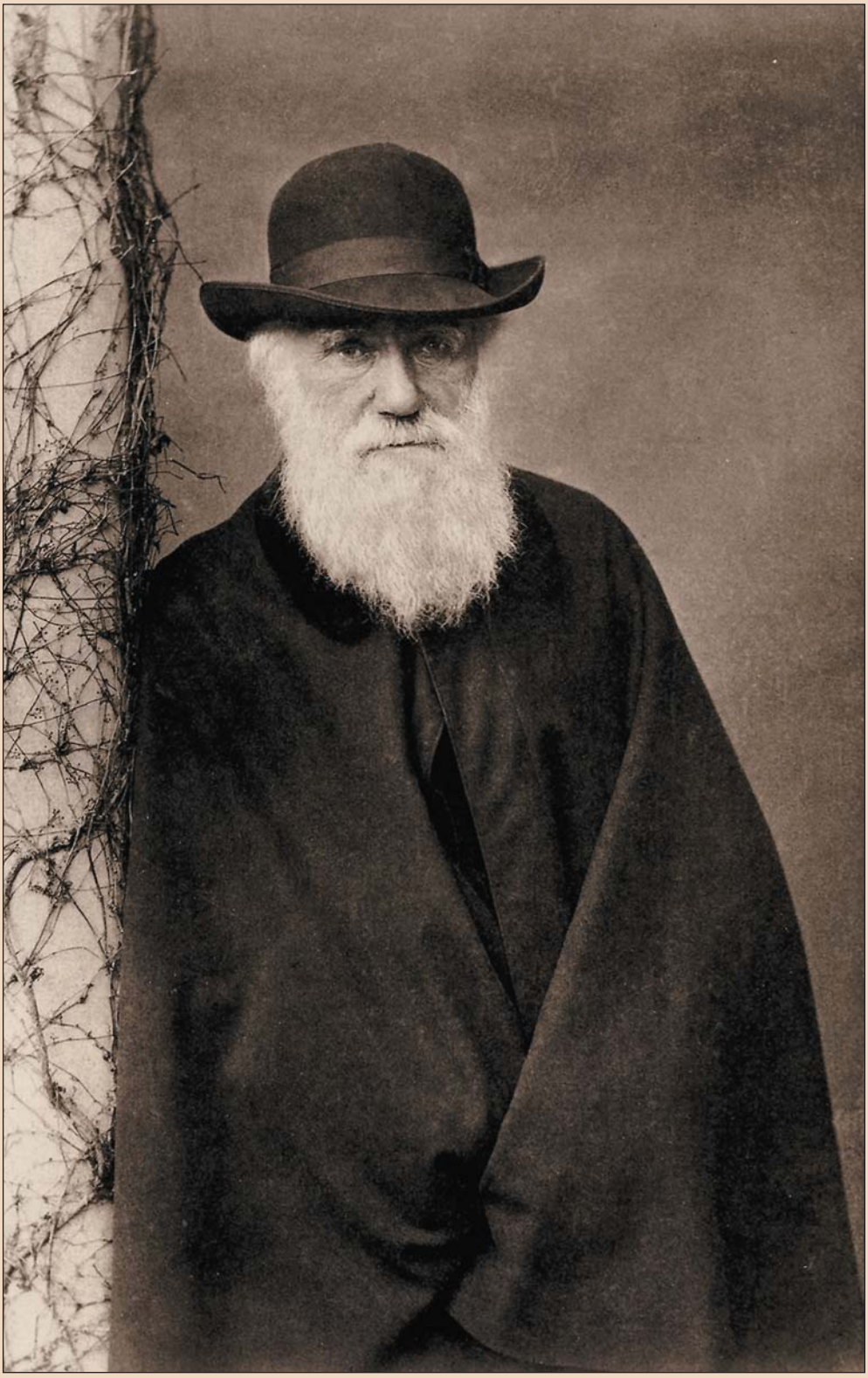
Book Review

86 **Golubovsky M.D.**
Biography of Darwin's Theory
(on book: Gall Ya.M. Forming of Charles Darwin Evolution Theory)

88 **Zubareva O.A.**
Dreams about Nature: Darwin's Life in Russian Imagination

In the End of Issue

93
I Am Going to Marry...



Чарлз Дарвин (12.02.1809 — 19.04.1882) — ученый, оказавший самое сильное влияние на человечество, на то, как мы понимаем мир, в котором живем, и на наше собственное место в нем.

Перечитывая «Происхождение видов»

П.М.Бородин,
доктор биологических наук
Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск

В этом году мир отмечает не только 200-летие со дня рождения Дарвина, но и 150 лет с момента выхода в свет «Происхождения видов» — книги на все времена. Она была задумана Дарвином в 1838 г. и впервые опубликована 24 ноября 1859 г. (см. статью М.Д.Голубовского). Дарвин называл эту книгу одним длинным доказательством эволюции*. Перечитывая ее сейчас, нельзя не удивляться, насколько она современна, насколько хорошо в нее встраиваются все новейшие открытия в самых разных областях: генетики, биологии развития, молекулярной биологии, геологии, палеонтологии и исторической географии. Мы можем заменить в ней факты, приведенные Дарвином, на факты, добытые в последние годы, но логика книги, ее основные выводы и заключения останутся теми же. Перелистаем страницы этой великой книги и остановимся на каждой ее главе.

Вариации при доместикации

Дарвин начинает свое длинное доказательство с проблемы, которая на первый взгляд не имеет отношения к происхождению видов в природе. Он анализирует происхождение разнообразных пород домашних животных. На основе известных тогда фактов он убедительно доказывает, что все породы голубей произошли от одного предкового вида. Сейчас это утверждение не приходится доказывать. С использованием современных методов молекулярного генетического анализа родословные деревья созданы для большинства домашних животных: собак, кошек, лошадей и др. И корень каждого из этих деревьев произрастает из единственного дикого предка (рис.1.).

Дарвин показал, что причиной расхождения признаков у пород домашних животных и растений служит отбор наследственных уклонений. На этом принципе строится вся современная селекция. Сегодня можно выявлять эти уклонения, анализируя геномы растений, животных и микроорганизмов; создавать новые, полезные уклонения, используя методы адресованного мутагенеза, генной и хромосомной инженерии**, но за всем этим следует отбор. Именно он, комбинируя эти изменения, позволяет создавать новые сорта и породы.

Замечательным примером фантастической мощи отбора в создании новых форм служит

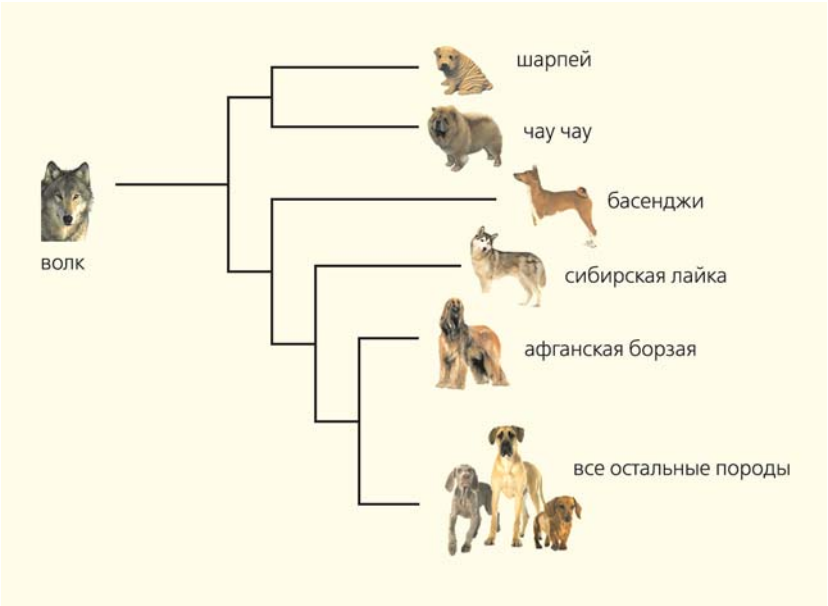


Рис.1. Молекулярная филогения собак.

* Впоследствии это доказательство стали называть дарвинизмом. О его создателе написано, пожалуй, больше, чем о любом другом ученом. См., например, «Природа» (1957. №8. С.3; 1959. №12. С.7; 1977. №2. С.92, №6. С.96; 1978. №6. С.56; 1982. №6. С.87; 1984. №7. С.28, №8. С.75; 1991. №6. С.88; 2005. №4. С.91; 2008. №2. С.78).

** *Кочетов А.В.* Генная инженерия и растения // Природа. 2007. №6. С.25—30.

© Бородин П.М., 2009

эксперимент по доместикации лисиц, начатый Д.К.Беляевым ровно через 100 после публикации великой книги и продолжающийся в наши дни. Отбор животных по поведению привел не только к появлению у лисиц таких психических особенностей, которых никогда не было у их предков (привязанности к человеку, способности к распознаванию невербальных сигналов человека), но и к коренной перестройке их морфологии, физиологии, биологии их репродукции*.

Вариации в природе

До Дарвина индивидуальная изменчивость рассматривалась как досадная помеха для надежной классификации видов. Дарвин первым показал, насколько разнообразны природные популяции, насколько условны наши попытки классифицировать их на виды, подвиды и индивидуальные вариации. Он первым понял, что индивидуальная изменчивость — основа эволюции.

Современные данные показывают, насколько он был прав. Более того, оказалось, что Дарвин недооценивал размах наследственной изменчивости, накопленной в природных популяциях. Еще в 20-е годы XX в. отечественные генетики А.С.Серебровский, С.С.Четвериков, Ф.Г.Добжанский выявили гигантские запасы скрытой наследственной изменчивости. (Одному из них, Четверикову, принадлежит крылатая и такая верная фраза «Вид впитывает изменчивость как губка».) Но и они не представляли, насколько велики эти запасы. Современные методы молекулярной генетики вскрыли новые пласты вариации по кодирующим областям генома. И кто знает, сколько еще изменчивости скрывают некодирующие (регуляторные) районы геномов.

Опыт исследования природных популяций подтвердил правоту Дарвина об условности представлений о видах и разновидностях. Детальный анализ видов-двойников изолированных популяций, считавшихся одним видом, показал, насколько условны границы между видами, подвидами и популяциями**.

Борьба за существование

В третьей главе Дарвин пишет о неизбежности борьбы за существование, которая не прекращается ни на минуту. В каждом поколении рождаются особи, генетически отличающиеся друг от друга. Среди них выживают те, кто наилучшим образом приспособлен к условиям «здесь» и «сейчас», т.е. в данной экологической нише и в данное время. Но внешние условия непостоянны. В такой ситуации преимущество в борьбе за жизнь получают особи, способные адаптироваться ко всему спектру изменений. Победителями в этой борьбе оказываются те, кто продержится дольше, и те, кто обладает наиболее надежными и хорошо скоординированными адаптациями.

Сейчас мы гораздо яснее, чем во времена Дарвина, понимаем, что жизнь каждого организма зависит не только от абиотических условий, но и от множества других видов животных, растений, микроорганизмов, с которыми он так или иначе взаимодействует. Усовершенствование любого вида в экосистеме ведет к ухудшению условий для других видов, поэтому чтобы выжить, все виды, входящие в экосистему, должны непрерывно эволюционировать. Эта закономерность получила название «принцип Красной Королевы» (по имени героини книги Л.Кэрролла «Алиса в Зазеркалье»), который гласит: «В этом мире нужно бежать изо всех сил, только для того, чтобы остаться на месте», и отражает самое существо борьбы за существование.

Большинство живых организмов погибает или исключается из размножения не под действием физических факторов, а в результате влияния других видов — паразитов, хищников, конкурентов. Климат меняется постоянно и непредсказуемо, но необязательно во вред живым организмам. Хищник во вред жертве совершенствует свои методы охоты, а жертва во вред хищнику совершенствует способы защиты от него. Паразит меняется таким образом, чтобы использовать максимум ресурсов из организма хозяина, а тот совершенствует средства борьбы с паразитом***. Возникает замкнутый круг, когда изменения жертвы в противостоянии хищнику влекут за собой улучшение способов охоты у хищников, которое в свою очередь влечет за собой усовершенствование жертвы, и так круг за кругом. Всем видам, входящим в экосистему, приходится «бежать из всех сил, только для того, чтобы остаться на месте» — приходится постоянно меняться, чтобы сохранить своем место в экосистеме. Последствия борьбы за существование прекрасно прослеживаются и при анализе современных животных (см. статью А.В.Чернышева) и в палеонтологической летописи (см. статью С.В.Наугольных).

Против тезиса о неизбежности борьбы за существование было много возражений. Выдающийся русский ученый П.А.Кропоткин написал замечательную книгу о кооперации и взаимопомощи в природе. На самом деле внутривидовая взаимопомощь — весьма эффективный способ борьбы за существование, если мы, следуя Дарвину, понимаем ее «в широком и метафорическом смысле, включая не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства». Если мы вни-

* *Трут Л.Н.* Обретет ли человек нового друга // Природа. 2007. №6. С.11—18.

** *Бородин П.М., Рогачева М.Б., Ода С.И.* Домовая землеройка на пути к видообразованию // Природа. 2002. №9. С.3—12.

*** *Беэр С.А.* Паразитизм // Природа. 1996. №12. С.19—26.

мательно проанализируем примеры «самопожертвования», то обнаружим, что животные, как правило, жертвуют собой ради своих потомков или других близких родственников. Во внутривидовой кооперации почти всегда участвуют представители близкородственных групп. В результате доля потомков и родственников особей, проявляющих взаимопомощь, оказывается более весомой в составе следующего поколения, чем доля потомков и родственников особей, не вступающих в кооперацию*.

Естественный отбор

Дифференциальное размножение особей в зависимости от их успеха в борьбе за существование Дарвин называл естественным отбором или переживанием наиболее приспособленных. Особи, более приспособленные к данным условиям среды, оставляют больше потомков, чем менее приспособленные. Таким образом, частота аллелей, которые определяют высокую адаптивность их носителей, увеличивается в генофонде популяции, и ее генетический состав меняется.

Примеры естественного отбора, приводимые Дарвином в своей книге, были чисто умозрительными. Сегодня наука накопила огромное количество доказанных и детально документированных примеров естественного отбора. Здесь и занятная история с березовыми пяденицами, и трагические примеры эволюции самых страшных болезней человека**, развития лекарственной устойчивости у возбудителей туберкулеза, малярии, СПИДа под действием естественного отбора (см. статью Г.Б.Смирнова).

Выживание организмов — важный, но не единственный компонент естественного отбора. Другим таким компонентом служит привлекательность для особей противоположного пола. Дарвин назвал это явление половым отбором, который он впервые упомянул в «Происхождении видов», а затем подробно проанализировал в книге «Происхождение человека и половой отбор».

Уже в XX в. в работах Р.Фишера, А.Захави и других исследователей были предложены две основные гипотезы механизмов полового отбора. Самки выбирают тех самцов, которые им больше всего нравятся. Как правило, это наиболее яркие самцы, но почему именно они?

Согласно гипотезе «хороших генов», самка «рассуждает» следующим образом: «Если этот самец, несмотря на его яркое оперение и длинный хвост, каким-то образом умудрился не погибнуть в лапах хищника и дожить до половой зрелости, то, следовательно, он обладает хорошими генами, которые позволили ему это сделать. Значит, его стоит выбрать в качестве отца для своих детей: он передаст им свои хорошие гены». Яркость окраски перьев и гребней у птиц, чешуи и хвоста у рыб служит надежной характеристикой здоровья (рис.2). Так, у рыбки корюшки чем ярче окраска самца, тем более он привлекателен для самок и тем менее заражен паразитами.

Согласно гипотезе «привлекательных сыновей», логика выбора самок несколько иная. Если яркие самцы по каким бы то ни было причинам привлекательны для самок, то стоит выбирать яркого отца для своих будущих сыновей, потому что его сыновья унаследуют гены яркой окраски и будут привлекательными для самок в следующем поколении. Таким образом, возникает положительная обратная связь, которая приводит к тому, что из поколения в поколение яркость оперения самцов все более и более усиливается.

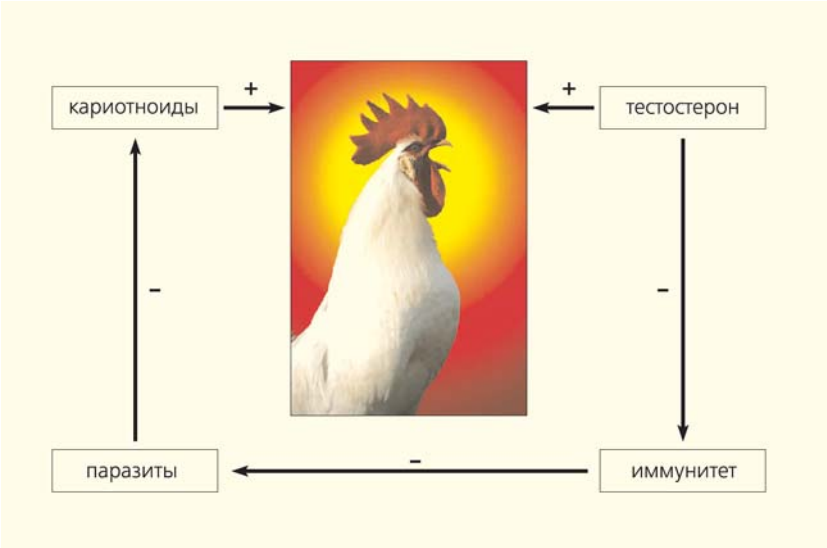


Рис.2. Гребень петуха и половой отбор. Яркость гребня у петухов напрямую зависит от содержания тестостерона в крови и от степени зараженности паразитами. Чем выше уровень тестостерона, тем ярче гребень, а чем больше паразитов, тем он бледнее. Известно также, что тестостерон угнетает иммунную систему. Однако, несмотря на высокий уровень тестостерона, самцы с ярким гребнем обладают такой эффективной иммунной системой, которая обеспечивает их устойчивость к паразитам. Выбирая ярких самцов, самки выбирают хорошие гены для своих потомков.

* *Резникова Ж.И.* Жизнь в сообществах: формула счастья. 2008. №8. С.23—34.

** *Коренберг Э.И.* Происхождение возбудителей природных очаговых болезней // Природа. 2006. №10. С.33—40.

Объясняя эти гипотезы, мы старались понять логику действия самок птиц. Может, мы слишком много от них ожидаем, и такие сложные расчеты приспособленности им вряд ли доступны. На самом деле в выборе самцов самки не более и не менее логичны, чем во всем остальном своем поведении. Когда животное хочет пить, оно не рассуждает, что ему следует попить воды для восстановления водно-солевого баланса в организме, — оно идет на водопой, потому что чувствует жажду. Когда рабочая пчела жалит хищника, напавшего на улей, она не вычисляет, насколько своим самопожертвованием она повышает совокупную приспособленность своих сестер, — она следует инстинкту. Точно так же и самки, выбирая ярких самцов, следуют своим инстинктам — им нравятся яркие хвосты. Все те, кому инстинкт подсказывал иное поведение, не оставили потомства. Таким образом, мы обсуждали не логику самок, а логику борьбы за существование и естественного отбора — слепого и автоматического процесса, который постоянно из поколения в поколение формировал все удивительное разнообразие форм, окрасок и инстинктов, наблюдаемое в мире живой природы.

Законы вариации

Это, пожалуй, единственная глава «Происхождения видов», которая безнадежно устарела. В свете наших знаний о механизмах хранения, передачи и реализации наследственной информации она представляет лишь исторический интерес. Когда Дарвин готовил к публикации шестое издание своей книги, работа Менделя уже увидела свет. Дарвин ее не заметил. Не заметил он и того, что сам находился в одном шаге от открытия законов Менделя. Перелистаем страницы «Происхождения» назад. Вот глава 1, «Вариации при доместикации»: «*Потомство от первого скрещивания двух чистых пород (как я убедился на голубях) достаточно, а порою и вполне однородно в своих признаках…*». Вот вам и первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения! Читаем дальше «*…и все кажется крайне простым; но как только скрещивают эти помеси между собой в течение нескольких поколений, едва ли два из них похожи между собой…*». А это, если хотите, закон расщепления, которого Дарвин не заметил.

Затруднения встречаемых теорий

Глав под такими удивительными названиями, насколько я знаю, не было ни в одной научной книге (их, полагаю, несколько миллионов). Среди них ни до 1859 г., ни за прошедшие 150 лет мы не найдем глав под такими или сходными по смыслу названиями. Ученые тоже люди, и ничто человеческое им не чуждо. Это очень естественное свойство — закрывать глаза на затруднения, встречаемые любимой теорией, и гордо игнорировать разнообразные возражения против нее.

Глава о затруднениях появилась в первом издании «Происхождения видов», но идея ее возникла у Дарвина гораздо раньше. В первом наброске 1842 г. находим раздел, посвященный трудностям в приложении теории естественного отбора к эволюции, а в рукописи 1844 г. Дарвин выносит трудности в оглавление.

Появились ли новые трудности с применением дарвиновской идеи к решению проблем эволюции, выдвинуты ли новые возражения против теории естественного отбора? Если кратко ответить на эти два вопроса, ответ будет — нет, новых трудностей не появилось. Что же до возражений, то если не обращать внимания на терминологию, ничего принципиально нового высказано не было.

Ирония ситуации заключается в том, что большинство трудностей разрешил сам Дарвин. А те, которые представлялись ему неразрешимыми, благополучно разрешились в пользу дарвиновской теории. С разнообразными возражениями примерно та же история. На подавляющее их большинство Дарвин ответил в седьмой главе книги, суммировав их следующим образом: «*Эти трудности и возражения могут быть разделены на четыре группы: Во-первых, если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Во-вторых, возможно ли, чтобы животное, например, с образом жизни и строением летучей мыши, могло образоваться путем модификации другого животного с совершенно иным образом жизни и строением? Можно ли поверить, что естественный отбор мог произвести, с одной стороны, орган такого ничтожного значения, каков хвост жирафы, служащий только для того, чтобы отгонять мух, а с другой стороны, такой изумительный орган, каким является глаз? В-третьих, могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора? В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?*».

Как мы видим эти проблемы сейчас.

Переходных форм между ныне существующими видами обнаружено великое множество. Блестящий пример тому — виды с кольцевыми ареалами: история с серебристой чайкой и клушей-хохотуньей вошла во все учебники. И это далеко не единственный пример. Сходные фе-

номены описаны на калифорнийских саламандрах, на формах зеленой пеночки, населяющих Сибирь и Китай, и многих других видах. К той же категории можно отнести и многочисленные случаи незавершенного видообразования, когда границы между видами, разновидностями и популяциями трудно уловить (примеры переходных форм, обнаруженные в палеонтологической летописи, см. в статье А.Ю.Журавлева).

Эволюция глаза шла разными путями в разных типах животных (рис.3). Благодаря естественному отбору независимо возникло множество форм глаза, и человеческий глаз — только один из них, причем не самый совершенный. Если внимательно рассмотрим конструкцию глаза человека и других позвоночных животных, обнаружим целый ряд странных несообразностей. Свет, попадая в глаз человека, проходит через хрусталик и достигает светочувствительных клеток сетчатки. Свет вынужден пробиваться через густую сеть капилляров и нейронов, чтобы оказаться на фоторецепторном слое. Как это ни удивительно, но нервные окончания подходят к светочувствительным клеткам не сзади, а спереди! Более того, нервные окончания собираются в оптический нерв, который отходит от центра сетчатки, и создает тем самым слепое пятно. Чтобы компенсировать затенение фоторецепторов нейронами и капиллярами и избавиться от слепого пятна, наш глаз постоянно движется, посылая в мозг серию проекций одного и того же изображения. Наш мозг производит сложнейшие операции, складывая эти изображения, вычитая тени и вычисляя реальную картину. Всех этих сложностей не было бы, если бы нервные окончания подходили к светочувствительным клеткам не спереди, а сзади, как, например, у осьминога.

Само несовершенство глаза позвоночных проливает свет на механизмы эволюции путем естественного отбора. Мы уже говорили, что отбор всегда действует «здесь и сейчас». Он сортирует разные варианты уже существующих структур, выбирая и слагая вместе лучшие из них: лучшие «здесь и сейчас», безотносительно к тому, во что эти структуры могут превратиться в далеком будущем. Поэтому ключ к объяснению и совершенств и несовершенств современных структур следует искать в прошлом. Считается, что все современные позвоночные произошли от подобных ланцетнику животных. У ланцетника светочувствительные нейроны находятся на переднем конце нервной трубки. Перед ними расположены нервные и пигментные клетки, прикрывающие фоторецепторы от света, попадающего спереди. Ланцетник принимает световые сигналы, приходящие с боков его прозрачного тела. Можно думать, что у общего предка позвоночных глаз был устроен сходным образом. Затем эта плоская структура стала преобразовываться в глазной бокал. Передняя часть нервной трубки впячивалась внутрь, и нейроны, находившиеся впереди рецепторных клеток, оказались поверх них. Процесс развития глаза у эмбрионов современных по-

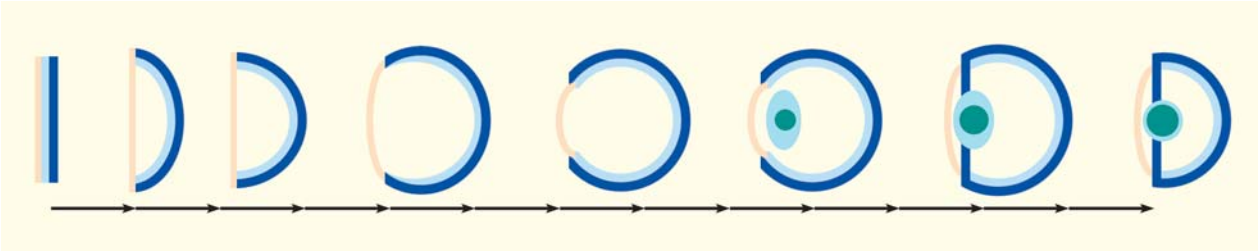


Рис.3. Результаты компьютерного моделирования эволюции глаза.
Как такая сложнейшая структура, как глаз человека, могла появиться путем естественного отбора случайно возникавших мутаций? Видимо, эволюция глаза началась с небольших групп светочувствительных клеток на поверхности тела наших очень далеких предков, живших около 550 млн лет назад. Способность различать свет и тьму повышала их шансы на жизнь по сравнению с абсолютно слепыми сородичами. Случайно образовавшееся искривление «зрительной» поверхности улучшило зрение, это позволяло определить направление на источник света. Возник глазной бокал. Вновь появлявшиеся мутации могли вести к сужению и расширению отверстия глазного бокала. Сужение постепенно улучшало зрение — свет стал проходить через узкую диафрагму. Так каждый шаг повышал приспособленность особей, менявшихся в «правильном» направлении. Светочувствительные клетки формировали сетчатку. Со временем в передней части глазного яблока образовался хрусталик, выполняющий функцию линзы. Он возник, видимо, как прозрачная двухслойная структура, наполненная жидкостью. Недавно попытались смоделировать этот процесс на компьютере. Выяснилось, что глаз, подобный сложному глазу моллюска, мог возникнуть из слоя фоточувствительных клеток при относительно мягком отборе всего за 364 тыс. поколений. Иными словами, животные, у которых смена поколений происходит каждый год, могли сформировать полностью развитый и оптически совершенный глаз менее чем за полмиллиона лет. Эта очень короткий срок для эволюции, если учесть, что средний возраст вида у моллюсков составляет несколько миллионов лет.

звоночных в известном смысле воспроизводит последовательность событий, происходивших в далеком прошлом.

Инстинкт

В восьмой главе Дарвин пытался ответить на третий пункт из своего списка затруднений: могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора. Его ответ на этот вопрос положительный, и сегодня он подтверждается. Еще в начале XX в. возникла новая наука — генетика поведения, которая убедительно показала, что инстинкты и другие особенности поведения наследуются точно так же, как и морфологические признаки. По ним, как по морфологии, существует огромная наследственная изменчивость. Поставлено множество селекционных экспериментов, демонстрирующих, насколько сильно меняется поведение под действием отбора. Сейчас многие гены, контролирующие поведение, картированы на хромосомах человека, лабораторных и домашних животных, расшифрована последовательность этих генов и детально прослежена цепь молекулярных и онтогенетических событий от гена до поведения.

Гибридизация

Дарвин ясно понимал, какую важную роль в видообразовании играет ограничение свободного скрещивания. Он пришел к верному заключению, что «*стерильность видов при первом скрещивании и их гибридных потомков не может быть приобретена путем сохранения последовательных, благоприятных степеней стерильности. Эта стерильность — побочный результат различий в воспроизводительной системе родительских видов*». Но тогда, 150 лет назад, ничего не зная о генах, хромосомах и мейозе, Дарвин не мог понять, что это за различия и как они возникают. Тем не менее он допускал, что некоторые виды растений могут иметь гибридное происхождение. Сейчас мы знаем, что это действительно так (см. статью Л.А.Першиной).

Теоретически проблему ограничения решили в начале XX в. У.Бэтсон, Ф.Добжанский и Г.Мёллер. Модель Добжанского—Мёллера базируется на дарвиновском предположении, что естественный отбор строго контролирует плодовитость особей внутри популяции. Геномы особей, составляющих единую популяцию, постоянно проверяются на совместимость друг с другом. Однако если единая популяция географически разделяется на две или несколько изолированных, скрещивания между ними прекращаются. Одновременно прекращается и естественный отбор на совместимость геномов между их представителями. Если две популяции долгое время географически изолированы друг от друга и не «сверяют» свои генофонды на совместимость, то в конечном счете они могут стать генетически несовместимыми, даже если живут в одинаковых условиях*. Современная генетика подтвердила справедливость модели Добжанского—Мёллера: найдены, картированы и секвенированы гены гибридной стерильности.

О неполноте геологической летописи

Во времена Дарвина палеонтологическая летопись начиналась с кембрийского периода (530 млн лет назад) и в ней оставалось много пробелов. Сейчас эти пробелы постепенно заполняются. Палеонтологи нашли и охарактеризовали множество окаменевших остатков животных, растений и микроорганизмов, живших на Земле в отдаленные эпохи. Современные методы физики и химии позволили очень точно датировать окаменелости по соотношению изотопов различных химических элементов в самих остатках и окружающих их породах. Согласно палеонтологическим данным, микроорганизмы обитали на Земле 3.8 млрд лет назад, а самые древние эукариотические клетки обнаружены в породах, возраст которых превышает 2 млрд лет. Чем ближе к нашему времени, тем меньше пробелов остается в палеонтологической летописи, тем подробнее она становится. Мы видим последовательное и постепенное появление новых форм. Между рыбами и амфибиями, амфибиями и рептилиями, рептилиями и млекопитающими найдено так много переходных форм, что зачастую трудно сказать, к какому классу позвоночных их следует относить (о современных палеонтологических открытиях см. статьи С.В.Наугольных и А.Ю.Журавлева).

Географическое распространение

Биогеография возникла благодаря трудам Ч.Дарвина и А.Уоллеса (см. статью М.Д.Голубовского). Дарвин посвятил биогеографии значительную часть «Путешествия на Бигле» и две главы «Происхождения видов». Главная проблема, стоявшая тогда перед исследователями, заключалась в том, что, по словам Дарвина, «*ни сходство, ни различия между обитателями разных областей не могут быть вполне объяснены климатическими и другими физическими условиями*».

Еще во времена Дарвина было ясно, что острова и отдельные части континентов могут менять свои очертания, возникать, поднимаясь над уровнем моря, исчезать, скрываясь под водой. Но ни Дарвин, ни его современники не могли себе представить, что в далеком прошлом континенты располагались от-

* *Бородин П.М., Д'Адреа П.С., Баррейрос-Гомес С.К.* Естественная история зверя пунаре в 8 1/2 главах // Природа. 2005. №2. С.11—19.

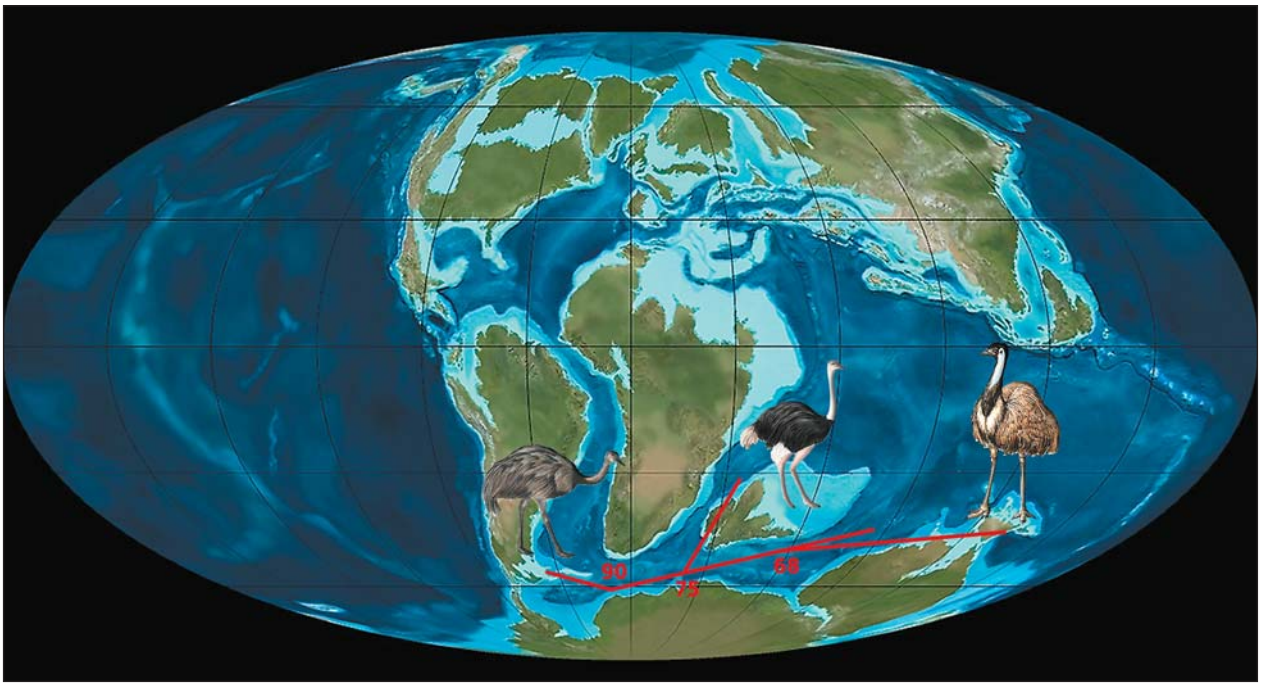


Рис.4. Эволюция бескилевых птиц. Цифрами обозначено время дивергенции, определенное на основе молекулярных данных. Африканские страусы и их австралийские (эму и казуары) и южноамериканские (нанду) сородичи относятся к древнейшему отряду бескилевых птиц. Представители этого отряда утратили способность летать и имеют крайне редуцированные крылья. Географическое распределение представителей этого отряда долгое время оставалось загадкой. Как нелетающие птицы могли заселить такие далекие друг от друга континенты, как Африка, Австралия и Южная Америка? По-видимому, общие предки всех бескилевых птиц обитали на юге древнего материка Гондвана. Раскол этого материка на Африку, Южную Америку, Австралию и Антарктиду (где также обнаружены ископаемые остатки бескилевых) привел к изоляции и независимой, но параллельной эволюции бескилевых птиц. Однако молекулярно-генетический анализ преподнес новую загадку. Он показал, что линия африканских страусов отделилась от общего ствола бескилевых около 75 млн лет назад. В то же время известно, что Африка оказалась полностью изолированной от Южной Америки, Австралии и Антарктиды 90 млн лет назад. Решение этой загадки кроется... в Индии. Этот субконтинет долгое время сохранял связь с Антарктидой. Эта связь прервалась примерно 75 млн лет назад, когда Индийский субконтинет отправился в долгое плавание на север с предками африканских страусов на борту. Примерно 35 млн лет назад они прибыли в Азию. Страусы расселились по Евразии и около 20 млн лет назад проникли в Африку, где процветают и посейчас.

носительно друг друга совсем не так, как сейчас. Теперь мы знаем, что 250 млн лет назад все континенты представляли собой единый гигантский материк Пангея, который около 200 млн лет назад раскололся. Его фрагменты медленно двигались, то отдаляясь друг от друга, то вновь соединяясь, на те места, которые они занимают сейчас. Дрейф материков – это факт, подтвержденный данными геологии. Но особенно важно для нас то, что дрейф материков объясняет те особенности расселения животных и растений, которые были необъяснимы во времена Дарвина (рис.4).

Взаимное родство организмов

Эволюция, бывшая гипотезой во времена Ламарка и Эразма Дарвина, стала теорией во времена Дарвина и Уоллеса. Сейчас, когда расшифрованы геномы человека, шимпанзе, многих других видов животных, растений и микроорганизмов, когда палеонтологи знают последовательность биологических событий, происходивших на Земле в течение 3 млрд лет, когда мы знаем, как работают гены и как на основе инструкций, записанных в генах, возникает все разнообразие жизненных форм, эволюция — неопровержимый факт.

Благодаря современным достижениям молекулярной биологии и генетики удалось расшифровать геном человека, шимпанзе, мыши, кошки, собаки, дрозофилы, малярийного комара, риса и сотен других видов животных, растений, грибов и микроорганизмов*. Можно сравнивать гены разных организмов и анализировать сходство и различия между ними, изучать гены не только ныне живущих организмов, но и давно вы-

* *Алешин В.В., Петров Н.Б.* Условно нейтральные признаки // Природа. 2003. №12. С.25—34.

мерших видов, используя следы ДНК в ископаемых остатках.

Сравнение генов разных видов дает ключ к построению единой родословной всего живого на Земле. В общих чертах эта родословная хорошо соответствует той, что была построена на основе сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Однако молекулярная генетика более точно описывает родственные связи между таксонами, и вот тут-то и выявляется самое интересное и неожиданное (см. статью В.В.Малахова).

Последние 20 лет ознаменовались радикальным пересмотром всего родословного древа млекопитающих с использованием данных молекулярной генетики (рис.5).

Ранние и самые принципиальные этапы онтогенеза всех этих животных контролируются одним и тем же набором генов. Они определяют градиент распределения некоторых белков, участвующих в транскрипции, в клетках эмбрионов и тем самым детерминируют формирование основных осей тела: спинная — брюшная сторона, голова — хвост, левая — правая сторона. Они задают правила сегментации развивающихся зародышей, количество сегментов и их особенности: где возникнет голова, грудь, брюшко, на каком сегменте и какого типа конечности должны возникнуть.

В ходе эволюции количество генов, отвечающих за сегментацию тела, удваивалось несколько раз. Это создавало условия для увеличения сегментов и общего усложнения организации за счет специализации каждого сегмента. Иногда такая возможность реализовалась, иногда — нет. У членистоногих, организованных сложнее червей, этих генов больше, чем у червей. У большинства позвоночных таких генов вчетверо больше, чем у членистоногих. Видимо, и здесь увеличение количества генов сегментации способствовало их дальнейшей дивергенции и повлекло за собой усложнение

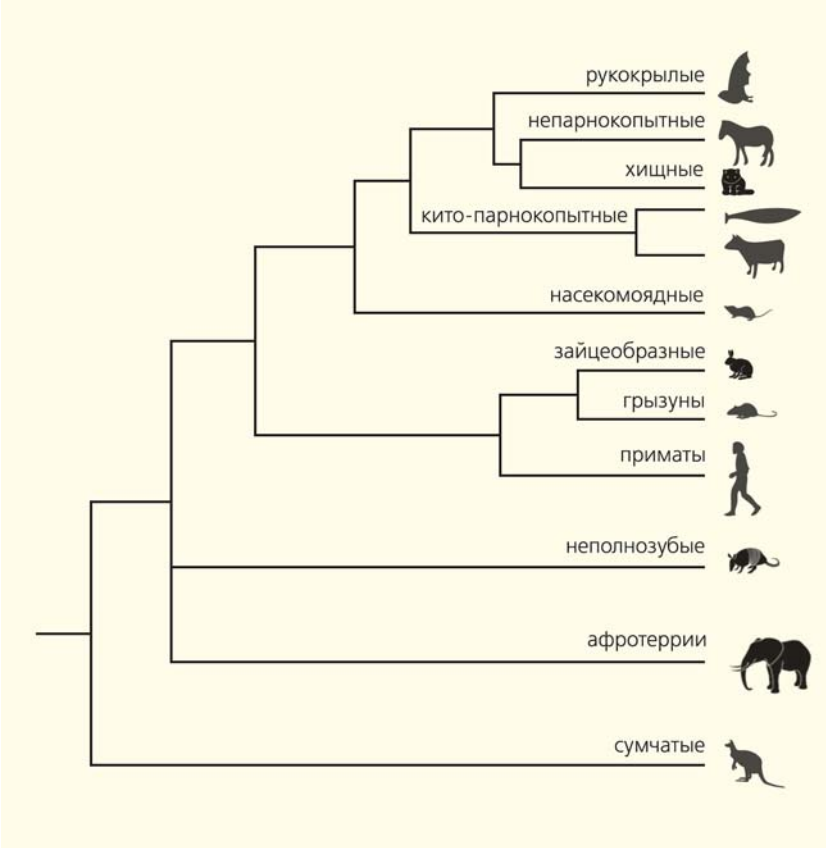


Рис.5. Молекулярное древо млекопитающих. До сих пор филогенетическое древо выглядело вовсе не как древо, а как куст: все его ветви, отряды, отходили от корня. Сейчас оно начинает приобретать вид древа, на котором видны последовательные ветвления. На нем теперь выделяются три главных ствола — афротеррии (слоны, сирены, даманы, трубкозубы, златокроты и др.), неполнозубые (эндемики Южной Америки — броненосцы, ленивцы и муравьеды) и лавразиотеррии (все остальные плацентарные млекопитающие). Эти три ствола образовались из-за раскола древнего материка Пангеи на Гондвану (Африка, Индия, Южная Америка, Антарктида и Австралия) и Лавразию (Евразия и Северная Америка). Гондвана затем раскололась на составляющие материки, причем первой откололась Африка, где и развивался надотряд афротерриев. Ствол лавразиотерриев образует две ветви. Одна из них ведет к приматам, зайцеобразным и грызунам, а другая ветвится дальше на насекомоядных (кроты, ежи, землеройки) и хищно-копытно-рукокрылых. Как бы ни безумно выглядела последняя группа, ее общее происхождение убедительно подтверждают молекулярные данные. Более того, они показывают, что дальнейшее ветвление внутри этой группы происходило вовсе не так, как можно заключить из внешнего облика животных, ее составляющих. Первыми отделились кито-парнокопытные. Нет, это не опечатка. Именно так — кито-парнокопытные. В старом, до-молекулярном, древе китов выводили прямо от корня куста млекопитающих. Сейчас оказалось, что ближайший родственник китов — бегемот. Другая ветвь, пегасохищные, делится на непарнокопытных (лошади, тапиры, носороги), хищных (кошки, собаки, медведи, моржи и др.) и рукокрылых (летучие мыши). Порядок ветвления в пределах надотряда пегасохищных пока не вполне понятен, но есть указания, что первыми выделились рукокрылые, а уже потом произошло разделение непарнокопытных и хищных. Но совершенно определенно то, что последний общий предок лошади и кошки существовал дольше (т.е. ближе к нашему времени), чем последний общий предок лошади и коровы.

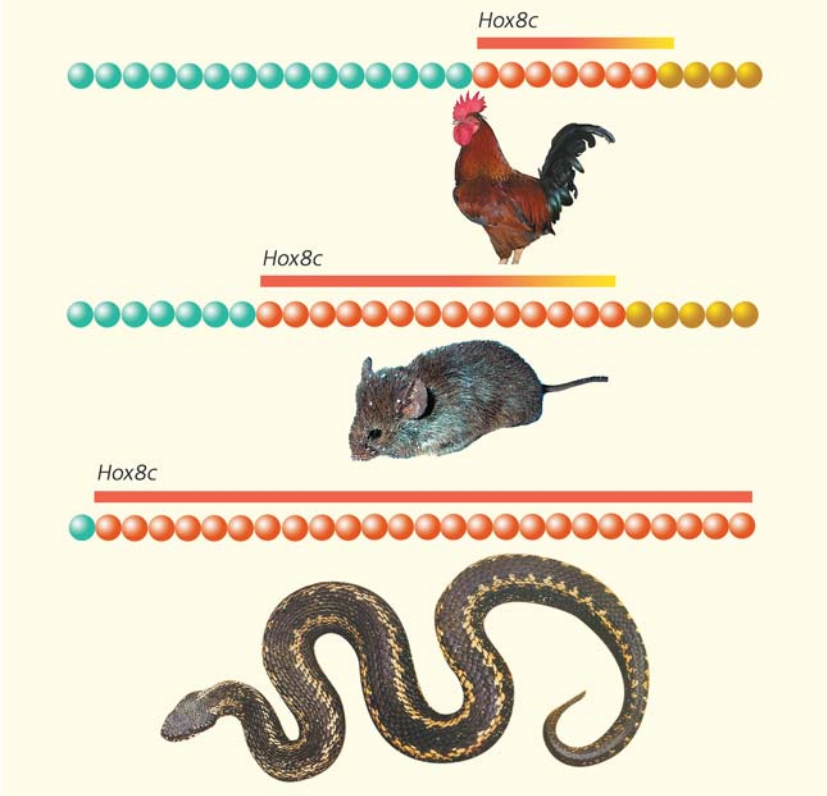


Рис.6. Проявление гена *Hox8c* в онтогенезе позвоночных. Змеи, птицы и млекопитающие отличаются по множеству признаков. Один из них — количество и положение ребер. Ген, индуцирующий развитие грудной клетки, у всех них (как и у остальных позвоночных) один и тот же — *Hox8c*; отличаются лишь его регуляторные элементы. Из-за этого у змеи этот ген работает почти во всех клетках эмбриональной хорды, у курицы — в ее задней части, а у мыши — в передней. Поэтому у змеи ребра образуются вдоль всего позвоночника от головы почти до кончика хвоста, у курицы — ближе к хвосту, а у мыши — ближе к голове.

организации. Однако у некоторых видов рыб генов сегментации вдвое и даже вчетверо больше, чем у большинства амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, и при этом они остаются рыбами, т.е. у них возможность усложнения организации осталась нереализованной.

Увеличение количества генов создает предпосылку для усложнения организации, но было бы большой ошибкой считать этот процесс основным механизмом эволюции. Новые органы и функции возникают постепенно под действием отбора мутаций, каждая из которых лишь незначительно модифицирует проявление основных генов-регуляторов онтогенеза (рис.6).

На основе сходного набора генов в ходе эволюции возникло поразительное разнообразие форм и функций. Конкретные пути эволюционных преобразований только начинают открываться в исследованиях по биологии развития. Уже сейчас ясно, что в этих изменениях решающую роль сыграло опосредованное естественным отбором накопление малых мутаций в регуляторных областях генов, контролирующих ключевые этапы развития. Они модифицировали уровень транскрипции этих генов, время и место их включения и выключения, и это постепенно приводило к значительным изменениям в развитии.

* * *

В последней главе Дарвин написал пророческую фразу: «*Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории*». Сегодня взгляды Дарвина и Уоллеса на эволюцию стали общепринятыми, что привело к глубокому перевороту в биологии, и не только в ней. Благодаря Дарвину мы совсем по иному видим окружающий нас мир и наше место в нем. Эволюция — это не только и не столько истории про динозавров и австралопитеков. Эволюция — это факт автобиографии каждого из нас.

Дарвин писал: «*Когда я рассматриваю все существа как прямых потомков немногих существ, живших задолго до отложения первых пластов кембрийской системы, они облагораживаются в моих глазах*». Действительно, представьте на минуту всю бесконечно длинную цепь ваших собственных предков: родителей, дедушек и бабушек и так далее в глубь времен, до самого первого живого организма. Эта цепь тянется на миллиарды лет и состоит из миллиардов особей. Она неразрывна. Ни один из ваших предков не был убит на войне, не упал в пропасть, не умер от инфекции, от жары, от холода, не был съеден саблезубым тигром, динозавром, амебой (иными словами, не погиб ни от одной из множества напастей, от которых погибли десятки, сотни, тысячи его соплеменников) до тех пор, пока не произвел хотя бы одного потомка, который следовал за ним в этой цепи ваших, именно ваших предков. Миллиарды гибли, не оставив потомков, но среди них не было ни одного из ваших предков. Все мы — наследники победителей в борьбе за существование.■

Дарвин и Уоллес: парадоксы соавторства и несогласия

М.Д.Голубовский,
доктор биологических наук
Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН

За 150 лет, прошедших со дня выхода в свет «Происхождения видов» Ч.Дарвина, казалось, что в досконально изученной и документированной истории ее создания не осталось никаких вопросов. Однако в августе 2008 г. в Англии вышла книга журналиста и научного обозревателя Би-Би-Си Р.Дэвиса (R.Davies) с громким скандальным названием «Заговор Дарвина: Происхождение научного преступления» («The Darwin conspiracy: Origin of scientific crime»). В ней автор пытается доказать, что Дарвин скорректировал свою рукопись, используя заметку А.Уоллеса. Такая «сенсация» заставляет нас вернуться к хорошо известным историческим фактам и еще раз пристально взглянуть на сложные взаимоотношения двух эволюционистов.

Материалы для «Происхождения видов» Дарвин готовил десятилетия, наблюдения и заметки заносил в записные книжки [1], вел обширную переписку со многими натуралистами. Досконально исследовано, что к выводу о трансформации видов под действием естественного отбора он пришел задолго до «Происхождения видов». В 1842 г. Дарвин набросал самый краткий очерк своей концепции, затем, летом 1844 г., сильно дополнил его и тщательно переписал. Однако с содержанием этого очерка познакомил только двух своих друзей и коллег.

Первый из них — великий геолог Чарлз Лайель, первый том фундаментального труда которого Дарвин изучал во время своего путешествия и благодаря которому проникся геологическим ви́дением прошлого и настоящего разных областей Земли. Другим и, пожалуй, самым близким другом Дарвина был его младший последователь, потомственный ботаник Джозеф Гукер, который отправился в отважное путешествие в Индию и Тибет, получив наставления Дарвина и взяв с собой как образец его книгу «Путешествие на “Бигле”». Именно ему Дарвин доверил разбор и систематизацию своих гербариев, собранных во время плавания на «Бигле».

Джулиан Хаксли в историко-научном эссе «Возникновение дарвинизма» отмечает, что очерк концепции Дарвина 1844 г. объемом в 230 страниц охватил в принципе все разделы будущего «Происхождения видов». «Однако он все еще медлил и медлил в течение 14 последующих лет» [2]. Почему?

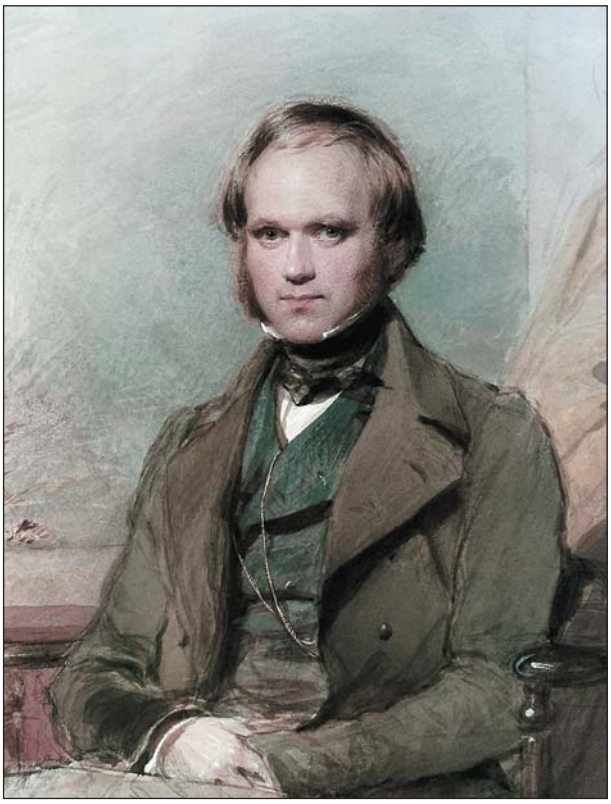
Почему Дарвин медлил

Так совпало, что как раз в 1844 г. в Англии вышла книга «Следы естественной истории творения», анонимный автор которой аргументировал, что виды возникли не внезапно, а в ходе их размножения, постепенно от низших форм к высшим, вплоть до человека, согласно естественным законам, без непосредственного вмешательства Творца. По этим же естественным законам происходило становление звездных и планетных систем. Автор не ставил себе задачей выявить эти законы и ответить на вопрос, почему и как происходит эволюция.

Книга мгновенно стала бестселлером и выдержала к 1860 г. 11 изданий, а имя автора было раскрыто только в 1884 г. в посмертном 12-м издании. Им оказался известный шотландский просветитель, издатель энциклопедий, биографий и справочников Роберт Чамберс, принадлежавший к плеяде удивительных шотландцев, разносторонних талантов-самоучек. Сенсационный успех книги сочетался с ее резкой критикой со стороны и теологов, и биологов, с обвинениями в ереси, в материализме, в недостатке биологических знаний и доказательств. Предвидя такую опасность, Чамберс по всем канонам детектива принял меры к сокрытию своего авторства, о котором знали только два человека — его жена Анна и брат Уильям. Историко-научное исследование о книге Чамберса, вышедшее несколько лет назад, названо «Викторианская сенсация», с характерным подзаголовком: «Необычная публикация, восприятие и секретное авторство свидетельств естественной истории творения» [3].

Поначалу Дарвин отнесся к книге Чамберса снисходительно-критически, но затем признал, что «Мистер Свидетельства» (или Mister Vestiges, как называли в обществе анонимного автора) во многом расчистил путь для его концепции естественного отбора. Он

© Голубовский М.Д., 2009



Ч.Дарвин.

А.Уоллес.

хорошо представлял взрывной характер своей теории и потому намеревался тщательно подготовить ее биологическое обоснование в нескольких томах. Как заметил Н.В.Тимофеев-Ресовский, Дарвин был «гениальный, но осторожный и умный человек». «Если бы Дарвин, — пишет Хаксли, — бросился публиковать (rushed into print) в 1838 г. свои выводы в краткой и обнаженной форме, это было бы мертворождением. Идея эволюция должна была быть усилена твердым фактическим основанием, а идею естественного отбора необходимо было тщательно проработать во всех вариантах» [2]. Хаксли уверен, что публикация в 1844 г. солидного наброска теории не была бы так эффективна, как выход книги «Происхождение видов» в 1859 г. Семя, чтобы прорасти, должно попасть в подготовленную почву. Однако неторопливый ход событий был неожиданно прерван.

Алфред Уоллес — неожиданный соперник

Летом 1858 г. события приняли для Дарвина драматический оборот. В обширный круг его переписки входил молодой натуралист Алфред Уоллес. «Путешествие на Бигле» произвело на него неизгладимое впечатление, и он решил последовать примеру Дарвина. Пятилетнее плавание Дарвина вместе со слугой оплатил его отец, и, кроме того, помогали именитые кембриджские учителя. Уоллес же, гениальный самоучка, движимый страстью к естествоиспытанию и к загадкам эволюции живого мира, был из бедной семьи. Он отправился путешествовать практически «за свой счет», добыв скромный кредит, оплачивая его сбором образцов для музеев, биологов и коллекционеров.

Интересно, что Уоллес сразу воспринял книгу Чамберса с энтузиазмом. Она побудила его к поискам доказательств изменяемости видов во времени и пространстве непосредственно в природе. Впоследствии, благодаря сходству их мировоззрений, Уоллес сблизился с Чамберсом и написал статью о спиритуализме в издаваемой Чамберсом энциклопедии.

В опасном четырехлетнем путешествии в дебри Амазонки (1848—1852) Уоллеса сопровождал его друг Генри Бэйтс, тоже страстный коллекционер жуков и бабочек, а впоследствии известный автор селективной концепции мимикрии. Вместе с Уоллесом был и его младший брат, который вскоре умер от желтой лихорадки. Трудно представить отчаяние молодого исследователя, когда корабль, на котором он вез свои сборы, загорелся посреди океана и затонул. Уоллес чудом спасся, но все коллекции насекомых, птиц и рептилий, все дневники пропали. Однако, несмотря на трагедию, через полтора года после возвращения

в Англию он публикует шесть академических статей, две книги, посвященные путешествию по Амазонке, и начинает готовить новую экспедицию на острова Малайского архипелага (1854—1862).

В этой экспедиции Уоллес собрал около 125 тыс. образцов разных видов (из них около 80 тыс. видов жуков), среди которых открыл и описал около тысячи новых видов жуков, бабочек и других организмов, в их числе летающую лягушку. Впервые описал в тропических лесах о.Борнео орангутана.

Сопоставление животного и растительного мира разных островов архипелага привело ученого к открытию знаменитой «линии Уоллеса», границы между Ориентальным (Юго-Восточная Азия) и Австралийским биогеографическими царствами. Он же первым в 1870-е годы составил биогеографическую карту мира, которая, подобно политическим картам, одновременно включала и географию, и историю живой природы.

В 1855 г., задержавшись в Сараваке, на севере о.Борнео, из-за сезона дождей и приступа малярии, Уоллес пишет короткую заметку «О законе, который регулирует интродукцию новых видов» (опубликована в сентябре 1855 г. в английском «Журнале естественной истории»); в ней сделан важный вывод: «*появление каждого нового вида в природе соответствует во времени и пространстве тем близкородственным видам, которые существовали до него*». Это положение, иногда условно называемое в истории эволюционных теорий саравакским законом, сразу привлекло внимание Лайеля, увидевшего в нем сходство с построениями Дарвина. Весной 1856 г. Лайель посещает Дарвина и советует ему поторопиться с публикацией своей концепции. Однако заметка Уоллеса не показалась Дарвину важной. 3 мая 1856 г. он пишет Лайелю: «*Мне ненавистна идея писать ради приоритета, хотя, конечно, мне будет неприятно, если кто-либо опубликует мою доктрину до меня*». Но эта неприятность вскоре настигла Дарвина, причем в очень трудный период его жизни.

В феврале 1858 г. Уоллес оказался на маленьком о.Тернейт, к востоку от Целебеса, где его вновь настиг приступ малярии. Прикованный к постели, он продолжает думать о происхождении видов. Внезапно его озаряет идея о естественном отборе и выживании наиболее приспособленных как о столь долгожданном законе природы, который решает проблему возникновения новых видов. За два вечера Уоллес набрасывает статью «О тенденции разновидностей постоянно отклоняться от существующего типа» и с очередной почтой посылает ее Дарвину.

Получив рукопись в июне 1858 г., Дарвин в потрясении пишет своему ментору и другу Лайелю: «*Ваши слова о том, что меня опередят, оказались справедливым возмездием... Никогда не видел я более поразительного совпадения: если бы Уоллес имел мой рукописный очерк 1842 г., он не смог бы составить лучшего извлечения! Даже его термины выглядят словно названия глав моей книги. Таким образом, вся моя оригинальность, сколько бы ее не было, будет уничтожена*». Возникла неприятная для Дарвина ситуация приоритета. Уоллес напрямую не просил Дарвина о направлении статьи в печать, а лишь о пересылке ее Лайелю. Дарвин готов был скорее сжечь свой труд, нежели получить упреки в заимствовании или в недостойном поведении ('that I had behaved in a paltry spirit'). К тому же в его семейной жизни в это время случилось горе: тяжело заболела дифтерией дочь Генриетта (Этти), а вскоре маленький сын умер от скарлатины. Ввиду эпидемии, охватившей округу, всех детей пришлось срочно эвакуировать из Дауна.

Деликатное соглашение

О драматизме ситуации как нельзя лучше говорят доверительные письма самого Дарвина 18—29 июня 1958 г., полные смятения, отчаяния и трогательных просьб о помощи своим близким друзьям*. В сложившейся ситуации сам он был не в состоянии отыскать какой-либо достойный выход и во всем положился на своих друзей — Лайеля и Гукера. И они действовали решительно и быстро. В истории эволюционизма этот эпизод получил даже специальное название — «Delicate Arrangement», или «Деликатное соглашение» [4]. Уже 1 июля 1858 г., «вне очереди» и в отсутствие обоих авторов, Лайель и Гукер представили на заседании Линнеевского общества извлечения из очерка Дарвина 1842 г. вкупе с отрывками из его писем к американскому ботанику Аза Грею, где излагались его идеи, а также статью Уоллеса. В тот же день Дарвин в Дауне хоронил своего полуторагодовалого сына...

Решение о совместной публикации приняли без извещения Уоллеса. Телеграфа и телефона тогда не было, а на согласительные письма Уоллесу в Малайзию и обратно ушло бы несколько месяцев. Статьи Дарвина и Уоллеса с предварением Лайеля и Гукера вышли в следующем же томе Линнеевского общества 20 августа 1858 г., но они остались практически незамеченными вплоть до выхода книги Дарвина. После того, как приоритет был защищен, Дарвин бросил все силы на написание «Происхождения видов». Книга появилась в продаже 24 ноября 1859 г. Дарвин вначале собирался даже частично возместить расходы на печатание. Но к его изумлению, в первый же день были раскуплены все 1250 экз. книги. Дарвин послал ее Уоллесу и с некоторым опасением ждал реакции

* Письма Ч.Лайелю и Дж.Гукеру см. на с.20.

своего соперника. Но она оказалась джентльменской.

По возвращении в Англию в 1862 г. Уоллес посетил Дарвина. Благополучный финал этой приоритетной коллизии напоминает мне библейскую историю о встрече близнецов-братьев Иакова и Исава после конфликта с первородством. Выход книги Дарвина все собой затмил, и Уоллес сразу оказался в тени. Между тем его первостепенное значение в истории эволюционной мысли специально подчеркивается историками науки накануне дарвиновского юбилея [5]. В 1869 г. Уоллес публикует два тома натуралистических записок о Малайском архипелаге с титульным посвящением»: «*Чарльзу Дарвину — не только как свидетельство личного уважения и дружбы, но также как выражение моего глубокого восхищения его гением и его трудами*».

Стивен Гулд, пожалуй, самый авторитетный знаток теории и истории эволюционного учения, приводит важный обмен репликами из переписки между двумя учеными [6]. В 1864 г. Уоллес пишет Дарвину: «*Что касается самой теории естественного отбора, то я всегда буду утверждать, что она в действительности Ваша и только Ваша. Вы разработали ее в деталях, о которых я не думал и намного лет раньше, чем я имел какие-то проблески по этому поводу. Моя статья сама по себе никого бы не убедила и была отмечена лишь не более, чем изобретательная спекуляция, тогда как Ваша книга революционизировала изучение естественной истории и пленила лучших людей нашего времени*». В свою очередь, Дарвин пишет Уоллесу в 1970 г.: «*Я надеюсь, что Вы с удовлетворением воспринимаете — и мало что в моей жизни доставляет мне такое же удовлетворение — что мы никогда не чувствовали ревности друг к другу, хотя в определенном смысле соперники*».

Несогласие: границы отбора и эволюция человека

В 1889 г. Уоллес публикует полное изложение своих эволюционных взглядов под названием «Дарвинизм». С тех пор этот термин утвердился в эволюционной биологии. Стоит заметить, что именование направления в науке по имени его создателя несет за собой «первородный грех» смешения или амбивалетности смыслов. Ведь Дарвин находился в постоянном поиске, уточняя свою позицию и формулировки, корректируя, дополняя издания книги. Да и динамика знаний в любой области ведет к смысловой трансформации, переопределению понятий, нередко со смыслом, сильно отличным от оригинала. Под дарвинизмом стали понимать не только систему взглядов Дарвина, но и всю сферу эволюционной биологии, включая учение об эволюции жизни на Земле, видообразование и адаптациогенез. Это вряд ли оправдано, как прекрасно аргументировал зоолог-эволюционист и историк науки А.А.Любищев.

Вместе с тем в обыденном сознании произошло то, чего опасался Дарвин — под его теорией стали понимать лишь вывод о происхождении человека от обезьяны или от общего с обезьяной предка. Отсюда идет подмена и путаница второго порядка: критику взглядов Дарвина и его последователей на роль естественного отбора или антропогенез нередко отождествляют с отрицанием эволюции. Чтобы как-то уменьшить эту неизбывную путаницу, остановимся на втором раунде драматизма в судьбе творческих отношений Дарвина и Уоллеса, а именно, на их резком расхождении по двум существенным вопросам теории эволюции:

— какова область действия естественного отбора: служит ли он необходимым и достаточным объяснением всех загадок эволюции, или же сфера его ограничена и надо постулировать действие других факторов;

— эволюционное происхождение человека и роль отбора в этом процессе.

Реальная история науки далека от хрестоматийного глянца. Возникшие различия между Дарвиным и Уоллесом по этим двум вопросам остаются в тени и продолжают разделять позиции современных биологов. Это стоит обсудить.

Прежде всего, необходимо отметить выдающуюся роль Уоллеса как создателя биогеографии — науки о закономерностях распределения фауны и флоры на Земле в пространстве и времени. Он обосновал деление Земли на биогеографические области. Кроме того, он открыл парадоксальную «линию Уоллеса» — резкую границу между фаунами Азии и Новой Гвинеи — Австралии. Граница проходит между островами Малайского архипелага. При этом контраст между животным миром двух соседних островов Бали и Ломбок, разделенных проливом шириной около 24 км, оказывается больше, нежели между фаунами Англии и Японии! Смысл этой причудливой линии оставался загадкой. Истолкование было получено лишь 100 лет спустя: «линия Уоллеса» — реликтовый след истории, она отражает не современную, а древнюю границу тех времен, когда уровень океана был ниже, и эта линия, совпадающая с наибольшими глубинами океана, оставалась единственным водным барьером. Более того, в рамках мобильной тектоники плит А.Вегенера теперь мы понимаем, что «линия Уоллеса» отражает не просто изоляцию Австралии и Новой Гвинеи с их невероятной эндемичной фауной. За ней стоит и динамическая история Австралийской плиты, которая около 55 млн назад откололась от древнего суперматерика Гондваны и стала дрейфовать в сторону юго-восточной Азии. Палеогеологическая материальная инкарнация «линии Уолле-

са» — один из самых замечательных триумфов натуралистических исследований и эволюционизма в целом. Я бы даже сравнил это с тем, как эмпирические правила Менделя получили в XX в. материальное истолкование в двоичности хромосом в геноме, их независимом попарном расхождении при образовании половых клеток и в свойствах двойной спирали ДНК.

Дарвин принимал ведущую роль естественного отбора в эволюции, но не считал его достаточным, указывая на действие других факторов — законов роста, корреляции частей, смены функций органов, влияния «упражнения и неупражнения». Он выдвинул также дополнительную идею об особом половом отборе для объяснения повсеместно распространенного в природе полового диморфизма. Хвост самцов павлина приводил Дарвина в трепет, ибо невозможно представить, как и зачем это великолепное пиршество природы возникло в ходе постепенного естественного отбора. Тут понадобилась гипотеза об особом половом отборе, где доминирует красота, эстетика, связанная с соперничеством и предпочтением.

Уоллес же полагал, что и в этих случаях действует обычный всемогущий естественный отбор. Но, будучи селекционистом или «дарвинистом» даже более, чем Дарвин, он решительно отрицал роль естественного отбора в происхождения «нравственной и умственной природы человека». Один из последних параграфов его книги «Дарвинизм» называется «Непосредственное доказательство того, что математические, музыкальные и художественные способности развились не под влиянием отбора». Тело человека, будучи сходным по облику с телом приматов, развилось под влиянием отбора, но не мозг с его потенциалом размышлять даже о собственной эволюции, — полагал Уоллес. Он пришел к концепции, близкой панпсихизму. т.е. допускал, что в мире разлита некая космическая духовная субстанция, наделение живого которой произошло уже в момент порождения жизни. «*У человека существует нечто, не доставшееся ему от его животных предков. Это духовная сущность природы, возможность ее прогрессивного развития в процессе внутренней сознательной работы*», — писал Уоллес.

Представление Уоллеса вполне созвучно взглядам французского биолога, антрополога и теолога Тейяра де Шардена в его известной книге «Феномен человека». В определенной степени оно сходно с позицией мыслителей, которые полагают, что в основе мироздания лежит не хаос, а порядок, законы. (Известна метафора Эйнштейна, что Бог не может играть в кости.) Очевидно и перекрывание со взглядами современных сторонников концепции интеллектуального дизайна. Согласно оценкам института Гэллапа, 38% опрошенных в США согласны с утверждением: «Человек возник в ходе эволюции в миллионы лет от менее прогрессивных форм жизни, но Творец руководил этим процессом, включая творение человека» [5].

Данное миропонимание можно рассматривать как вариант панпсихизма, идущего от восточных религиозно-философских учений и от лейбницовской концепции монад (неких психических элементов, присущих всему сущему). Близко это и к декартовскому разделению телесного и психического миров. Уоллес твердо верил в паранормальные явления, экспериментировал с гипнозом и открыто защищал медиумов и проводимые ими сеансы.

Подобный взгляд на эволюцию человека был не только чужд Дарвину, но он прямо писал своему молодому соавтору, что делать для человека исключение из действия естественных сил природы и отбора равносильно «подлинному убийству» его теории. В 1871—1872 гг. Дарвин выпустил две новые книги о выражении эмоций и половом отборе у человека, из которых следовало, что в сфере эмоций и психологии нет ничего нового, а лишь постепенное усиление свойств, уже имеющихся у животных, включая возникновение речи и разума.

Уоллес с этим решительно не соглашался. Парадоксально, но одна из причин его несогласия — вера во всемогущество естественного отбора, который не может создавать органы и структуры, намного опережающие их непосредственное использование, как это очевидно для высших психических и интеллектуальных способностей человека. О степени разногласия говорят два отрывка из писем Дарвина Уоллесу. 1869 г.: «*Я надеюсь, что Вы не доведете до смерти Ваше и мое дитя*». 1870 г.: «*Я огорчен различию между нами. Это просто ужасает меня и постоянно выводит из себя. Я чувствую, мы никогда не поймем друг друга*» [6].

В 1876 г. различия во взглядах Дарвина и Уоллеса привели даже к их косвенной конфронтации в истории с профессиональным медиумом Г.Слэйдом. Молодой последователь Дарвина Р.Э.Ланкастер во время платного сеанса уличил медиума в трюкачестве и подал на него в суд за обман. Деньги на процесс выделил Дарвин, а активным защитником медиума и спиритуализма в целом выступил Уоллес. Он заявил, что медиум в «*такой же степени искренен, как любой университетский исследователь в естественных науках*». Судье пришлось туго, и в конце концов он принял решение осудить Слэйда по старому закону против хиромантов и предсказателей. Однако по процессуальным причинам решение отменили, и медиум уехал в Европу.

Казалось бы, постоянные случаи подделок, жульничества и обмана на спиритических сеансах выбивали почву из-под ног их защитников. Но это не смущало Уоллеса. Он аргументировал

примерно так. Пусть даже 90% случаев описаний подобных явлений, включая сеансы спиритов, недостоверны, сопряжены с недостатком критического отношения или излишней верой. Однако остальные 10% и экстрасенсорные явления в целом (включая гипноз, месмеризм) реальны. А разве подобные же огрехи не свойственны традиционной науке? — парировал Уоллес. В 1893 г. он убежденно писал: «*Мой самый главный урок в исследовании этих темных областей знания состоит в том, чтобы никогда не придавать какой-либо вес недоверию знаменитых людей или их обвинениям в обмане или невежестве, когда их мнению противостоят повторные наблюдения других честных и правдивых людей. Вся история науки показывает, что когда образованные или интеллигентные люди в любой эпохе отрицали факты других исследователей априори, на основе их абсурдности или невозможности, то отрицатели всегда оказывались неправы*» (подробнее см.: wku.edu/smotrh). История науки подтверждает вывод Уоллеса, как убедительно показал в специальной статье А.А.Любищев [7]. Приведу в этой связи поразивший меня пример из истории метеоритики. Когда в конце XVIII в. Эрнст Хладни — экстравагантная личность, музыкант, пионер акустики и маг-демонстратор, открывший создаваемые колебаниями струны «фигуры Хладни», пытался доказать внеземное происхождение метеоритов, это считали полным абсурдом: метеориты полагали последствиями взрывов вулканов либо ураганов, поднимающих камни высоко в небо.

С другой стороны, в пользу критической позиции Уоллеса свидетельствует малооправданная постдарвиновская вера в зыбкость границы между человеком и высшими приматами и в то, что «недостающее звено» вот-вот будет обнаружено. Эта излишняя вера приводила к заблуждениям, преждевременным обобщениям, а то и громким фальшивкам. Так было в случае с пилтдаунским черепом.

В декабре 1912 г. газеты Англии вышли с сенсационными заголовками: недостающее звено в цепи обезьяна—человек найдено, и теория Дарвина доказана. При раскопках на юге Англии в районе городка Пилтдаун был найден череп, сочетающий в себе черты обезьяны и человека. Сразу возникли сомнения в его древности. Однако многие авторитетные английские антропологи подтвердили подлинность черепа. В числе главных авторитетов был и сэр Рей Ланкастер — к тому времени директор Британского музея естественной истории и автор многих книг об эволюции, включая книгу «Вымершие животные» (1905) с иллюстрациями их реконструкций. Именно эта книга инициировала Конан Дойла написать его столь известный «Затерянный мир» (1912), где упоминается и Ланкастер.

Вплоть до 1950 г. пилтдаунский череп фигурировал как выдающееся открытие во всех учебниках по эволюции. Но оказалось, что это обман, подделка, авторство которой не установлено до сих пор. Пилтдауновская мистификация остается одной из самых интригующих загадок в истории науки, утверждается в энциклопедии эволюции [4]. Выдвинуто около 10 версий. Одна из них называет возможным автором мистификации другого защитника спиритуализма — Конан Дойла, который никогда не мог простить Ланкастеру суда над медиумом. Оказывается, дом Конан Дойла был всего в шестисеми милях от места раскопок. Будучи по профессии врачом, он отлично знал анатомию человека, а будучи творцом знаменитого Шерлока Холмса, мог выбрать самый искусный и правдоподобный сценарий обмана. Предполагаемые мотивы Конан Дойла — акт возмездия, желание продемонстрировать, как легко научные эксперты, считающие себя объективными жрецами, могут некритически воспринимать факты, которые соответствуют их вере и убеждениям. Да и в наше время столь разрекламированное доказательство «эволюции в действии», как индустриальный меланизм у бабочек, оказалось уязвимо с точки зрения постановки опытов, сопряжено с явной необъективностью, вплоть до прямого конструирования желаемых фактов [8].

Аспекты несогласия Дарвин—Уоллес

Оппозиция Дарвин—Уоллес в отношении эволюционного происхождения психического мира человека и существования пропасти в этом смысле между человеком и животными не исчезла. Такая оппозиция возникает в каждом поколении и неясно, можно ли будет достичь согласия и получить окончательный ответ. Позицию современной антропологии ясно выразил известный лингвист и культуролог академик Вяч.Вс.Иванов: «Никакой общий предок до сих пор не найден... Гоминиды существовали рядом друг с другом, преимущественно в Африке, но тем не менее нет оснований думать, что они прямо происходят друг от друга или что мы прямо происходим от них» [9. С.64]. Желание слишком пылких последователей Дарвина как можно быстрее найти промежуточные или недостающие звенья (missing links) приводили не только к открытиям, но и самогипнозу, к конфузам и мистификациям, в принципе не отличающимся от сеанса медиумов.

Тут опять стоит вспомнить замечание Тимофеева-Ресовского, что Дарвин был гениальный, но очень умный и очень осторожный человек. О необходимости осторожности в суждениях о ходе эволюции живых организмов напоминает творчество известного эволюциониста Эрнста Геккеля (Haeckel, 1834—1919), которого называют «немецким Дарвиным». Геккель по-

лучил прекрасное образование в трех университетах Германии, имея наставниками крупнейших зоологов и сравнительных анатомов Германии. Затем в течение ряда лет он, как и Дарвин, совершает морские путешествия по Средиземноморью и Канарским о-вам, изучает видовое разнообразие морских беспозвоночных (радиолярий, известковых губок и медуз) и уже в 1862 г. выпускает обширный труд по радиоляриям. Неутомимый путешественник, Геккель провел свою последнюю экспедиции на Суматру и Яву в возрасте 67 лет! Он открыл около 4 тыс. новых видов морских беспозвоночных [4].

Сегодня трудно представить современную биологию без таких терминов, как *экология, онтогенез, филогенез, гетерохрония*, введенных Геккелем. Именно он стал представлять линии происхождения разных групп организмов в виде родословных ветвистых древ на основе принципа тройного параллелизма: сравнительная морфология, сравнительная эмбриология и палеонтология. Сам Дарвин рассмотрел лишь принципиально возможные пути эволюционного происхождения видов и не строил никаких конкретных древес, ибо ясно видел палеонтологическую неполноту и отсутствие многих блоков в эволюционной мозаике. Геккель же, по словам Воронцова, «не чурался философии, не боялся умозрительных гипотез, сам их создавал и активно проповедовал». Соблазны воодушевления и неоправданной экстраполяции дарвиновского принципа естественного отбора, а также неумеренный дух в борьбе с религиозным миросозерцанием привели его к пропаганде социал-дарвинизма.

Вульгаризация учения Дарвина в отношении к человеку вызвала ехидный протест Льва Толстого. Хорошо известна его саркастическая ремарка: «*И люди читают это, учат, называя наукой, и никому в голову не приходит сделать естественно представляющийся вопрос о том, что если убивать дурных полезно, то кто решит, кто вредный. Я, например, считаю, что хуже и вреднее г-на Геккеля я не знаю никого. Неужели мне и людям одних со мною убеждений приговорить г-на Геккеля к повешению? Напротив, чем грубее заблуждения г-на Геккеля, тем больше я желал бы ему образумиться и ни в коем случае не желал бы его лишить этой возможности*» [9]. Толстой, конечно, здесь прав, как бы предвидя возникновение будущего немецкого этнонацизма. Он неточен лишь в утверждении, что никому в голову не пришло возразить взглядам социал-дарвинизма.

На самом деле не кто иной, как Алфред Уоллес, соавтор теории естественного отбора, ставил запрет отбору применительно к человеку. Он предвидел, что отсутствие такого запрета может привести к извращениям. К концу жизни Уоллес открыто объявил себя сторонником социализма и даже стал председателем Общества национализации земли. В своей последней книге «Социальная среда и моральный прогресс» (*Social Environment and Moral Progress* (1913) он выступил резким критиком системы капитализма (не уступая в этом Толстому) и был в ярости, когда защитники существующей социальной несправедливости в свое оправдание ссылались на закон естественного отбора: «*мне просто поразительно слышать, будто я не знаю, что такое естественный отбор и к чему он ведет*». Уоллес протестовал против прямолинейных выводов ранних евгеников о возможности и желательности селекции в человеческом обществе, считая это «опасным и отвратительным», способным привести к разрушительным последствиям [4].

Несмотря на идейные разногласия, в основе которых лежали взгляды на эволюционную природу человека, на невозможность достичь компромисса, Дарвин и Уоллес оставались джентльменами. Когда решался вопрос о пенсии Уоллесу, Гукер отклонил ходатайство, ссылаясь на приверженность Уоллеса спиритуализму, но Дарвин и Т.Гексли выступили в поддержку, и пенсию Уоллесу назначили.

Закончить статью можно словами Воронцова: «Отношение Дарвина и Уоллеса заслуживают не только восхищения, они не только пример для подражания. Они — пример проявления аристократизма в науке, который был в значительной степени утерян в XX в., когда наукой стали заниматься не сотни, а сотни тысяч исследователей» [10].■

Литература

1. *Галл. Я.М.* Формирование эволюционной теории Дарвина. СПб., 2007.
2. *Huxley J.* The emergence of Darwinism // J.Huxley. Evolutionary Humanism. N.Y., 1992. P.9—34.
3. *Secord J.A.* Victorian Sensation. Chicago, 2003.
4. *Milner R.* The Encyclopedia of Evolution. Humanity's Search for Its Origin. N.Y., 1990.
5. *Berry A., Browne J.* // Nature. 2008. V.453. P. 1188—1190.
6. *Gould St.J.* The Panda's Thumb. N.Y.; L., 1980.
7. *Любищев А.А.* Наука и религия. Спб., 2000.
8. *Hooper J.* On Men and Moths. The Untold Story of Science and the Pepperred Moth. N.Y., 2002.
9. *Иванов В.В.* Наука о человеке. Введение в современную антропологию. М., 2004.
10. *Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. М., 1999.

Письма Дарвина Лайелю и Гукеру после получения статьи Уоллеса

Дарвин — Лайелю, **18 июня 1858 г.**

Мой дорогой Лайель,

Несколько лет назад Вы рекомендовали прочесть статью Уоллеса в Анналах. Поскольку я с ним переписывался, и зная, что он будет польщен, я написал ему об этом. Сегодня он прислал мне прилагаемый манускрипт и просил передать Вам. Мне кажется, статья несомненно заслуживает чтения. Ваши слова, что меня опередят, оказались справедливым возмездием. Вы сказали мне это, когда я изложил кратко мои взгляды о «Естественном отборе», основанном на борьбе за существование.

Если бы Уоллес читал мою рукопись 1842 года, он не смог бы сделать лучшего извлечения. Даже его термины выглядят словно заголовки глав моей книги. Верните мне, пожалуйста, этот манускрипт, о котором он не говорит, чтобы я представил его к публикации. Но я, конечно, напишу и предложу для публикации в каком-либо журнале. Таким образом, вся моя оригинальность, какова бы она ни была, будет уничтожена. Хотя моя Книга, если она будет иметь какую-либо ценность, не пострадает. Ибо весь труд состоит из приложений к теории.

Я надеюсь, Вы одобрите статью Уоллеса, чтобы я мог написать ему об этом.

Искренне Ваш

Ч. Дарвин

Дарвин — Гукеру, **23 июня 1858 г.**

Мой дорогой Гукер,

Бедняжка Этти сильно больна дифтеритом (или чем-то сходным), но сегодня утром ей получше, я почти уверен. Эта болезнь доставляет страдания, ибо сильно воспалена вся глотка. Она будет поправляться и требует постоянного внимания. Мы оба в полном расстройстве и не имеем сейчас сил кого-либо видеть, даже Вас. Кажется, судьба распорядилась помешать нашей встрече. Я чувствую, Вы будете расстроены этим отказом.

Хорошо, что Вы не приехали в прошлую субботу, ибо именно в то утро начался приступ и наши друзья вынуждены были уехать. Некоторые почувствовали заражение, и это еще одна причина, почему Вам лучше не приезжать. Слава Богу, я чувствую себя значительно лучше, вся опасность миновала, но доктор еще не был, он мучил нас долго вчера.

Мой дорогой друг

С самыми теплыми чувствами

Ч. Дарвин

Дарвин — Лайелю, **25 июня 1858 г.**

Мой дорогой Лайель,

Я очень сожалею, зная о Вашей занятости, что беспокою Вас своим чисто личным делом. Но если Вы поделитесь своим просвещенным мнением, то окажете мне самую большую услугу, на которую способен человек, ибо я всецело доверяю Вашему чувству справедливости и достоинства.

Мне не следовало посылать письмо без достаточного размышления, ибо я сейчас полностью выведен из себя, но я пишу, чтобы выкинуть все из головы. Я признаю, что никогда не допускал, что Уоллес мог кое-что узнать из Вашего письма к нему.

В заметке Уоллеса нет ничего более того, что гораздо полнее изложено в копии моего очерка 1844 года, который Гукер читал около 12 лет назад. Примерно год назад я послал Аза Грею короткое извлечение из моих мыслей (предназначенное некоторым адресатам). Так что я могу с полной правдой утверждать и доказать, что я ничего не заимствовал от Уоллеса. Я был бы чрезвычайно рад, если бы именно сейчас были опубликованы основные мои выводы в заметке страниц на двенадцать. Однако я не могу убедить себя, что это было бы достойно. Уоллес ничего не пишет о публикации, и я посылаю Вам его письмо.

Однако, поскольку ранее у меня не было намерения публиковать этот набросок, могу ли я сейчас сделать это достойно, поскольку Уоллес уже прислал мне изложение своих идей. Я скорее сожгу свою книгу, нежели он или кто-то другой будет думать, что я поступил нечестно. Думаете ли Вы, что прислав мне свою статью, Уоллес как бы связал мне руки? По крайней мере, я не думаю, что он пришел к своим идеям из моих писем к нему.

Мы различаемся только тем, что я пришел к своим взглядам на основании работ по искусственному отбору у животных. Я мог бы послать Уоллесу копию моего письма Аза Грею, чтобы показать, что я не украл его доктрину... Однако мне неясно, не будет ли это основанием в нечестности, таково мое первое впечатление.

Не стоило бы беспокоить Вас по такому мелочному поводу, но Вы не представляете, насколько я был бы признателен получить Ваш совет.

Не будете ли Вы возражать, послав заранее это письмо и Ваш ответ Гукеру. Ибо после этого я буду знать мнение двух моих самых лучших и добрых друзей...

Я опасаюсь, что у нашего малыша скарлатина. Этти слаба, но поправляется.

Мой дорогой любезный друг, простите меня. Это письмо написано наскоро и под влиянием мелочных чувств.

Всецело преданный Вам

Ч. Дарвин

Я никогда более не буду беспокоить Вас или Гукера по этому поводу.

Дарвин — Лайелю **26 июня 1858 г.**

Мой дорогой Лайель,

Простите меня за это P.S., но я хочу высказать наиболее сильный довод против меня самого. Уоллес может сказать «вы же не собирались публиковать резюме ваших взглядов до получения моего письма. Справедливо ли извлекать преимущество из свободного знакомства с моими идеями и, не спросив меня, тем самым препятствовать моему первенству». Трудно сознавать, что таким образом я вынужден потерять мой приоритет и результаты моих многолетних размышлений. Но я вовсе не уверен, что это оправдывает несправедливый поступок. Первые впечатления обычно всегда правильны. И я с самого начала чувствую, что моя публикация именно сейчас была бы недостойна...

Всецело преданный Вам

Ч. Дарвин

Дарвин — Гукеру, **29 июня 1858 г.**

Мой самый дорогой Гукер,

Вы и миссис Гукер будете очень опечалены узнав, что наш малыш умер вчера вечером. Я полагаюсь на Бога, что малыш не страдал слишком сильно. Внезапно ему стало плохо. Это оказалась скарлатина. Наибольшим смягчением было видеть мягкое выражение его бедного невинного личика, когда смерть пришла во сне.

Слава Господи, что он более не будет страдать в этом мире.

Я получил Ваши письма. Сейчас я совсем не в состоянии думать по этому поводу, напишу вскоре. Но я вижу, что Вы и Лайель действовали с величайшей добротой, хотя я и знал о Вашей благорасположенности.

Ч.Лайель.

Дж.Гукер.

Я легко отыщу копию моего письма к Аза Грею, но оно довольно коротко.

Бедная Эмма* все это время держалась стойко, и я не могу представить, как она все это вынесла. Когда она смогла дать волю своим чувствам, наступило благословенное освобождение.

Да хранит Вас Бог.

Я Вам напишу, как только буду в состоянии.

Любящий Вас

Ч. Дарвин

Дарвин — Гукеру, **29 июня 1858 г.**

Я в полном изнеможении и ничего не могу делать. Я только посылаю манускрипт Уоллеса и резюме моего письма к Аза Грею, где говорится лишь о путях, но не обсуждаются причины изменчивости видов. Я полагаю, что все уже поздно.

Я не в состоянии заниматься этим.

Но Вы необычайно щедры и добры, уделяя мне столько времени и заботы. Это высочайшая доброта и величайшая щедрость. Я посылаю Вам мою рукопись 1844 года, чтобы Вы видели по своим поправкам, что Вы действительно читали ее в то время.

У меня нет сил смотреть на нее. Не тратьте более время. Вся эта моя забота о приоритете выглядит ничтожной.

Содержание моего очерка говорит само за себя. Я напишу сходную, но краткую заметку для Линнеевского журнала. Сделаю, что смогу.

Благослови Вас Бог, мой дорогой добрый друг.

Я более не могу писать и посылаю это письмо со слугой в Кью.

Перевод **М.Д.Голубовского**

* Эмма — жена Дарвина, его двоюродная сестра Эмма Веджвуд.

Тени зарытых предков

А.Ю.Журавлев

***Андрей Юрьевич Журавлев**, доктор биологических наук, специалист в области палеонтологии кембрия. Был ведущим научным сотрудником Палеонтологического института РАН, сейчас сотрудничает с Университетом Сарагосы (Испания). Монографии: «The Ecology of the Cambrian Radiation» (в соавторстве с Р.Райдингом; N.Y., 2000), «Atlas of the Evolving Earth» (Detroit, 2001), «До и после динозавров» (Москва, 2006). Неоднократно публиковался в «Природе».*

В одной вроде бы научной книге достаточно знающий автор отмечает, что креационисты «указывают на факты, неверно описанные другими» [1]. Пример подобных «фактов» — триасовый (не менее 200 млн лет) «отпечаток подошвы обуви», на котором «виден след крученой нити прошивки, уходящей в отверстие» [1. С.551]. По счастью, изображение данного образца приводится в книге двух американских шарлатанов, на чью удочку и попался профессиональный биолог. А потому можно с уверенностью добавить, что «след» оставлен на вертикальной поверхности, поскольку представляет собой скол конкреции, образовавшейся в косослоистом песчанике (слоистость позволяет сориентировать образец) и имевшей форму каравая, а отнюдь не башмака. «В триасе человек жить мог, но ему не из кого было произойти», — продолжает цитируемый автор и, опираясь на безграмотный опус означенных жуликов-креационистов, подобных коим ныне несть числа, заявляет, что сей «факт» «обычная наука почти не заметила».

«Обычная наука», в отличие от креационизма, не занимается изучением «собакитов» (артефактов, взятых неизвестно кем и неизвестно откуда). Но зато она заметила, что в триасовом периоде содержание кислорода в атмосфере было почти в два раза ниже, чем ныне, и «человек жить мог» разве что в самых низменных областях суши, причем передвигаясь очень медленно, а лучше — ползком [2].

© Журавлев А.Ю., 2009

Данная статья не случайно начата с отсылки к книге, претендующей на представление нового опыта теории эволюции, поскольку ее автор считает креационизм, наглеющий на фоне стремительно прогрессирующего невежества общества, «вовсе не противником дарвинизму, а его оборотной стороной» [1. С.16]. Приведу еще две цитаты, отрицающие важные положения «Происхождения видов» Чарлза Дарвина [3]: «Аккуратные примеры эволюции суть примеры видообразования. Из этого вовсе не следует, что род и прочие таксоны образуются путем серии видообразований» [1. С.382]. «Напомню, что поиск промежуточных состояний был главной установкой Дарвина, более важной для него, чем даже отбор. С данной установкой можно расстаться: эволюция шла иначе. Вместо постепенных переходов мы повсюду видим блочность эволюции» [1. С.480].

Да, Дарвин считал, что «согласно теории естественного отбора, все существующие виды были связаны с предковым видом каждого рода отличительными признаками, не большими, чем те, что мы наблюдаем ныне между дикими и домашними разновидностями одного и того же вида; и эти предковые виды, теперь в основном вымершие, в свою очередь, были так же связаны с более древними формами; и так далее обратным курсом, всегда сходящимся на общем предке каждого большого класса» [3. С.289]. Именно эту мысль английского ученого и иллюстрирует палеонтологическая летопись, но никак не появление родов и прочих таксонов за счет неких сверхпроцессов, минуя видообразование и переходные формы. Дарвин хорошо понимал, что непрерывные седиментационные, тектонические, метаморфические и экзогенные преобразования оставляют подавляющему большинству вымерших видов

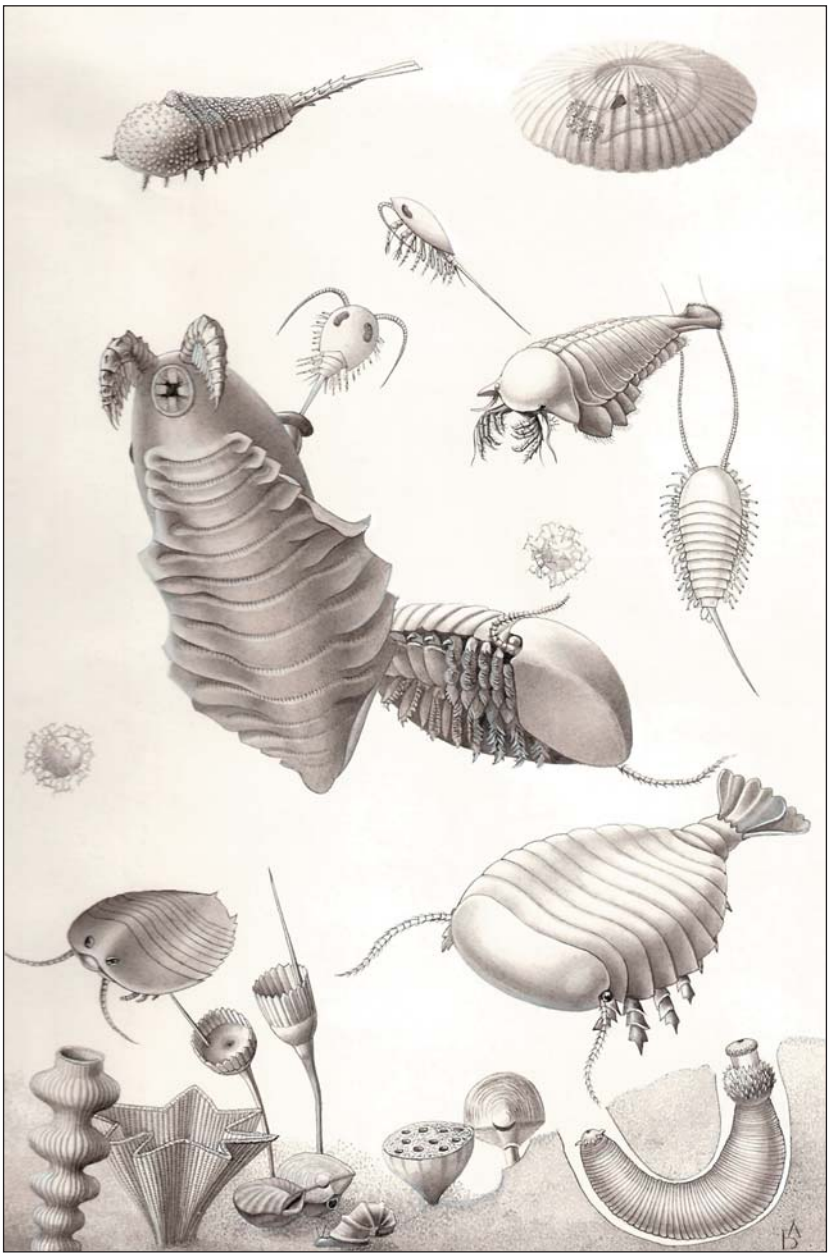
немного шансов «дожить» до наших дней, но подчеркивал, что геологическая летопись с очевидностью указывает на большее сходство ископаемых форм, разделенных маломощными слоями, чем тех, что отделены значительными толщами отложений. И говорить нужно об общих закономерностях эволюции, о вытеснении старых форм жизни «новыми и более совершенными — результатами изменчивости и выживания наиболее приспособленных», поскольку геологические исследования не в состоянии выявить то бесконечное множество переходных форм, что связывает вместе почти все существующие и вымершие виды.

150 лет назад Дарвин мог сетовать на «неполноту геологической летописи», обсуждению которой он отвел целых две главы (X и XI) своего замечательного, как в научном, так и в литературном смысле, труда: ведь палеонтология и седиментология как науки пребывали в зачаточном состоянии (Дарвин и стал одним из тех, кто начал их из этого состояния выводить). А такой дисциплины, как тафономия, объясняющей закономерности влияния седиментационных процессов на палеонтологическую летопись, вообще не существовало. (Ее основы заложит И.А.Ефремов много позже — в середине прошлого века.) Однако Дарвин настаивал на том, что факт внезапного появления целых групп видов в определенных геологических слоях совсем не отрицает ни превращения одних видов в другие, ни крайне малых темпов этого процесса, ни значительной временно́й удаленности предка от изменившихся потомков. Так, кембрийским слоям Европы, которые содержат первых представителей многих современных типов, причем в значительном разнообразии, несомненно предшествовали периоды, «столь же продолжительные или, вероятно, более длительные, чем весь интервал от кембрийских времен до наших дней» [3. С.309]. По современным радиометрическим меркам не менее 540 млн лет; при жизни Дарвина эта оценка не превышала 60 млн лет, но сам он полагал ее минимально возможной.

Данные молекулярной биологии, так называемые «молекулярные часы», в основном подтверждают, что расхождение современных типов животных действительно должно было начаться задолго до того рубежа (540 млн лет назад), когда в ископаемой летописи появились представители этих типов — например, 1 млрд лет назад. Сам феномен внезапного появления животных практически всех типов в течение короткого начального промежутка кембрийского периода и ныне не отрицается. Правда, остатки многочисленных и разнообразных животных обнаружены, в основном за последние 50 лет, в отложениях эдиакарской (вендской) системы (635—540 млн лет назад). Но многие ученые полагают, что эдиакарский животный мир хотя и предшествовал кембрийскому, не был по отношению к нему предковым. Кстати, известны эти остатки не с самых низов эдиакарских отложений, а примерно с уровня 550 млн лет назад, на котором присутствуют и странная эдиакарская макрофауна (вендобионты), и первые скелетные ископаемые, и ископаемые следы. Лишь находки возможных фосфатизированных эмбрионов и кораллов предшествуют этому рубежу (580—560 млн лет назад). Однако интерпретация и тех, и других вызывает большие сомнения: «эмбрионы», в отличие от кембрийских, не выстраиваются в последовательные онтогенетические ряды, но являют все черты вторичной фосфатизации, вероятно, растительных клеток [4], тогда как «кораллы» и размером, и формой во всех подробностях строения соответствуют колониальным цианобактериям, но не каким-либо книдариям. А вендобионты похожи на моллюсков, иглокожих или представителей любого другого типа животных не более, чем отдельно взятое фигурное облако на корову, хотя в это самое облако могли попасть и некоторые коровьи эманации. Тип роста вендобионтов иной, симметрия — совершенно отличная, а в тех условиях, где происходило их захоронение, от обычных многоклеточных животных вообще ничего не остается.

Получается, что, кроме некоторых немногочисленных ископаемых следов и скелетных остатков, в эдиакарских отложениях нет предшественников тех многочисленных и разнообразных многоклеточных животных, которые в массе появились в кембрии. Неслучайно этот феномен именуется в науке «кембрийским взрывом»: всего за каких-то 20 млн лет (срок, по геологическим меркам, ничтожный) на свет явилось более 1500 родов (это сейчас их столько известно, а ежегодно описываются десятки новых), представляющих практически все ныне существующие типы животных от губок до хордовых. Разве что мшанки не обнаружены, да достоверные плоские и круглые черви, эхиуриды и сипункулиды, хотя их отсутствие компенсируется наличием десятков форм с планом строения, ныне не встречающимся.

Может быть, с «молекулярными часами» что-то не так? Завести забыли? Или «виды, принадлежащие разным родам и классам, не изменялись с одной и той же скоростью или в одинаковой степени»? (Это опять Дарвин [3. С.313].) Дальнейшая отладка механизма «молекулярных часов» привела к тому, что они пошли почти в унисон с палеонтологической летописью. И стало ясно, что главные черты (синапоморфии), объединяющие многоклеточных животных, такие как тканевое строение, нервная система, кишечник, появились между 634 и 604 млн лет назад, т.е. в тече-



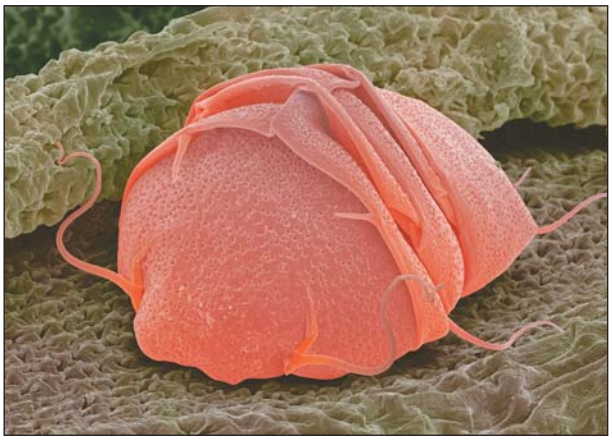
Кембрийский «океанариум». В толще воды слева и в центре — различные аномалокаридиды, на дне справа — головохоботный червь.

ние эдиакарского периода [5]. А может быть, в эдиакарском периоде и даже ранее все эти группы животных уже существовали, но только маленькие-маленькие? Многие специалисты считают, что предковые многоклеточные животные были либо планктонными микроскопическими формами, напоминавшими некоторых современных личинок, либо мельчайшими мейобентосными организмами, подобными тихоходкам (если речь идет о предках членистоногих) или беспанцирным моллюскам (если рассматриваются основатели этого типа).

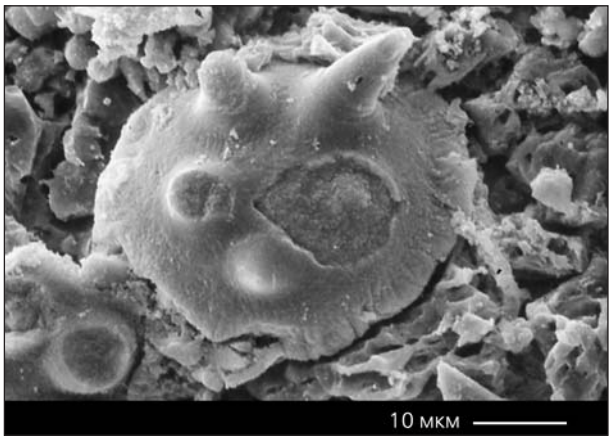
«Кембрийский взрыв» действительно явил на свет практически все многообразие существующих ныне типов многоклеточных. И представлены они как раз теми самыми постепенными переходными формами, существование которых замалчивается креационистами. (По причине невежества, конечно, если эту причину кто-нибудь сочтет извинительной.) Более того, отличаются эти представители разных типов «признаками, не бо́льшими, чем те, что мы наблюдаем ныне между дикими и домашними разновидностями одного и того же вида». Впрочем, необходимо отметить, что переходные формы эти оказались совсем не такими, какими их представляли, изучая современных животных. Именно предполагаемое сходство привело к тому, что, например, членистоногих выводили от кольчатых червей, брахиопод и прочих щупальцевых располагали вблизи вторичноротых, а в основании этих двух ветвей помещали «первичнополостных червей» (нематод, волосатиков, приапулид и т.д.).

Но на самом деле кембрийские переходные формы сочетали признаки моллюсков, брахиопод и кольчецов или членистоногих, онихофор, тихоходок и головохоботных червей (типа, в который В.В.Малахов не так давно удачно объединил приапулид, киноринхов, волосатиков и лорицифер*). Удивительно, что эти палеонтологические «монстры» вполне отвечают новейшим представлениям о путях развития многоклеточных животных согласно сравнительным данным по нуклеотидным последовательностям генов 18S и 28S рибосомных РНК. Эти гены имеют как консервативные области, которые позволяют устанавливать степень родства даже весьма удаленных групп (типов, царств), так и сильно изменчивые участки, важные для понимания взаимосвязи близкородственных таксонов. Так, моллюски оказались в одной группе с брахиоподами, прочими щупальцевыми, сипункулидами, эхиуридами, погонофорами и кольчецами, а членистоногие — с онихофорами, тихоход-

* *Малахов В.В., Адрианов А.В.* Цефалоринхи — новый тип животного царства // Природа. 1997. №3. С.3—17.



Современный представитель экдизозой с телескопическими ножками — тихоходка *Echiniscus testudo*.



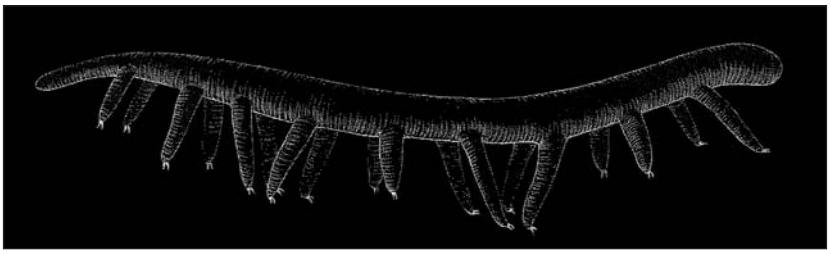
Покровные чешуйки головохоботного червя *Wronascolex lubovae* (диаметр 0.03 мм). Ранний кембрий Сибири.

ками, пятиустками, приапулидами, киноринхами, волосатиками и круглыми червями [6, 7]. Последняя большая группа получила название экдизозои (по-русски — линяющие животные), а первая — лофотрохозои, что подчеркивает наличие у них ловчего органа, лофофора, и трохофороподобной личинки. У экдизозой обнаружились и другие черты сходства — общие кластеры регуляторных *Hox*-генов и гликопротеины, ответственные за формирование нервной системы. Но выявлены также и особые черты строения, которым раньше не придавали большого значения: например, сходная организация мозга у головохоботных червей и онихофор [8—10].

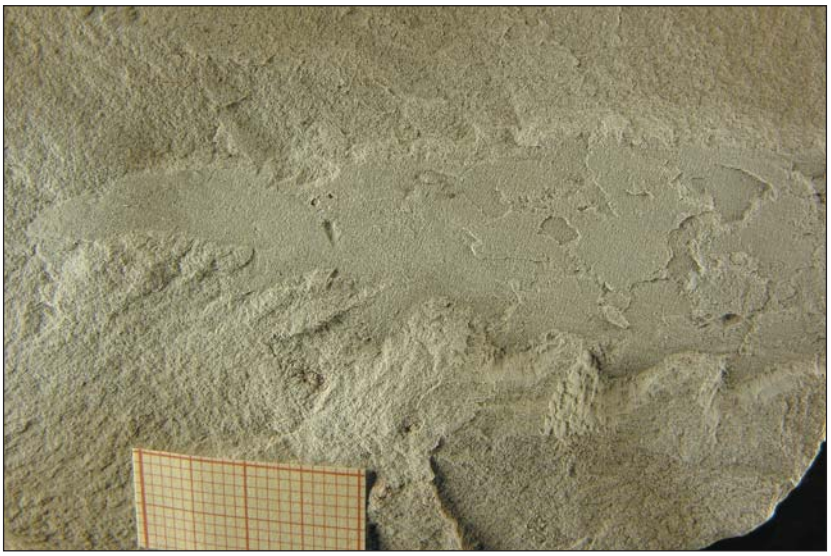
Некоторые кембрийские слои переполнены остатками линных шкурок (кутикул) экдизозой, в особых условиях сохранились и целые организмы с ротовым аппаратом, глазами, конечностями. У экдизозой одинаковая по макростроению и микроструктуре кутикула, несколько напоминающая панцирь личиночных приапулид; сходный ротовой аппарат в виде цилиндрического втягивающегося хоботка с ротовым отверстием на конце; сквозной прямой кишечный тракт с парными метамерными боковыми

Головохоботный червь *Schistoscolex* sp. (длина 10 см). Кутикула червя — это мелкие округлые чешуйки, осевая зона которых смещена в передней части тела и выявляет положение мускулов-ретракторов. Средний кембрий Испании.

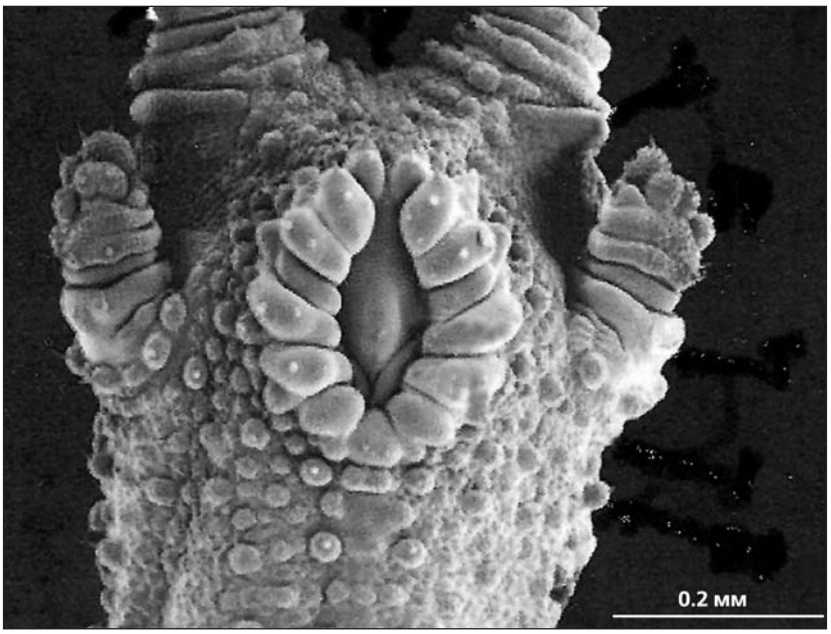
Примитивная приапулида *Vladipriapulus malakhovi* (длина 3 см) с вывернутым хоботком, несущим зубчики-скалиды. Ранний кембрий Сибири.



Реконструкция ксенузии *Paucipodia inermis* (длина 8 см). Ранний кембрий Китая.



Головная часть ксенузии со слабо развитыми телескопическими ножками (диаметр туловища 2 см). Средний кембрий Испании.



Головная часть эмбриона современной онихофоры *Euperipatoides kanangrensis*. У этих животных покровные чешуйки очень напоминают таковые кембрийских головохоботных, а ротовой аппарат схож с тем, что был у аномалокаридид [10].

выпячиваниями, заканчивающийся терминальным анальным отверстием; сенсорно-железистые сосочки, как у современных приапулид, расположенные на туловище. Есть и отличия: одни (палеосколециды и др.) предстают безногими роющими червячками, очень похожими на гигантских личинок приапулид; другие (ксенузии) обладали несколькими парами гомономных (одинакового строения) телескопических ножек, как у онихофор; третьи (аномалокаридиды) были активно плавающими животными и имели отчетливый головной отдел с фасеточными глазами и специализированными хватательными придатками. Все эти группы плавно «перетекают» друг в друга через ряды переходных форм, например, получервей-полуксенузий, сидевших по «пояс» в норках, а потому сохранивших (отрастивших?) телескопические конечности только в приротовой части тела [11, 12], или червей с парными боковыми выпячиваниями кишечной трубки, более всего напоминающими железистые дивертикулы (выросты кишечника) членистоногих.

Вывести членистоногих из ксенузий через аномалкаридид вроде бы нетрудно. У последних обособляется головной отдел; появляются фасеточные глаза на стебельках (все-таки глаза — это в генном отношении те же ножки); рот смещается на брюшную сторону головного отдела, как у настоящих членистоногих; развиваются членистые конечности. Интересно, что современные онихофоры в эмбриональном развитии отчасти повторяют эволюционный путь, пройденный их далекими предками: ротовое отверстие закладывается терминально, а затем смещается на брюшную сторону головного отдела [10]. Кстати, строение кутикулы современных онихофор точно такое же, как у кембрийских головохоботных червей. У них благодаря фосфати-

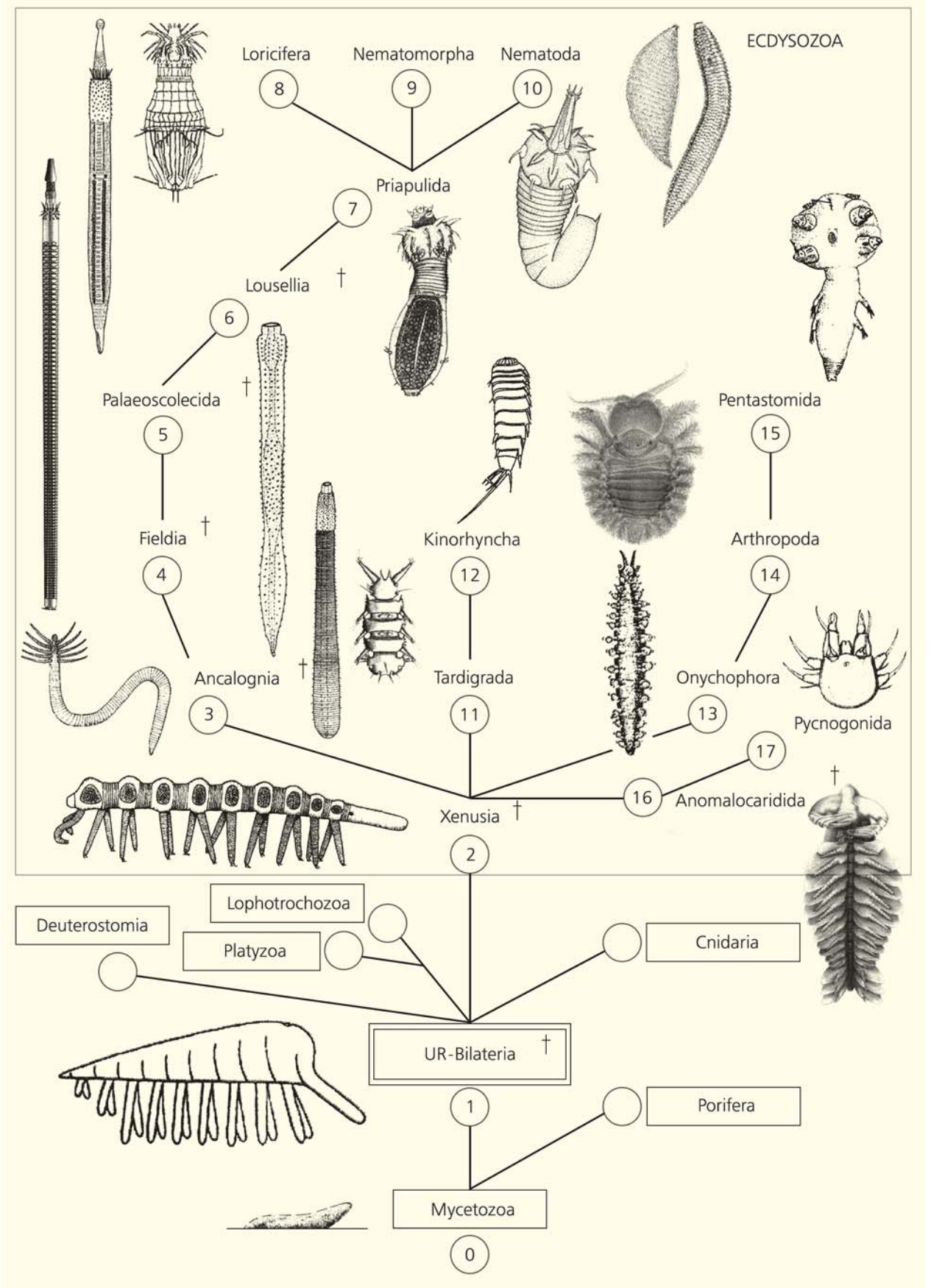
зации мягких тканей и клеток подробно изучено даже эмбриональное развитие от стадии дробления до выхода панцирной личинки из яйца. (Многие материалы происходят из кембрийских отложений Сибири.) Интересно, что ротовой конус у этих червей закладывается примерно так же, как у современных онихофор, т.е. терминально [10, 13]. Были ли головохоботные черви прямыми предками ксенузий (а также онихофор и т.д.)?

Филогению кембрийских экдизозой можно строить в двух направлениях. Первое — от червеподобных предков к членистоногим потомкам. Так большинство специалистов и делает (например, Г.Бадд [14]), сохраняя тем самым «преемственность» систем (ведь раньше членистоногих выводили от кольчатых червей). Второе направление противоположно — от свободно ходящих форм к ползающим, зарывающимся [11]. Заглянуть в кембрийский мир можно только через так называемые тафономические окна — редчайшие местонахождения ископаемых организмов, где они сохраняются в нетронутом падальщиками виде, а уникальные процессы минерализации фиксируют покровные и даже некоторые мягкие ткани (мускулатуру). К сожалению, кембрийское «тафономическое окно» открылось спустя примерно 10 млн лет после начала кембрийского периода, когда становление первичного разнообразия многоклеточных животных уже завершилось. Хотя мы и видим в «окне» различные переходные формы и даже их эмбрионов на разных стадиях развития, восстанавливать цепочку предок—потомки только по внешнему облику самих организмов, как уже говорилось, можно в любом направлении, включая заведомо неверное.

Наверное, нужно посмотреть, а что происходило в других группах? Наземные позвоночные, например от древнейших, давно исчезнувших земноводных до китов не менее 100 раз теряли конечности; только лепидозавры (ящерицы и змеи) отличились на этом поприще 62 раза в 53 различных линиях. Примечательно, что потеря конечностей почти всегда сопровождалась заметным удлинением тела («червезацией») за счет полимеризации туловищных сегментов [15]. (Вообще, как подсказывает даже житейский опыт, потерять что-то гораздо проще, чем приобрести.) И не так уж далеки позвоночные от экдизозой, если рассматривать развитие плана строения и тех и других на генном уровне, т.е. сравнивать кластеры их регуляторных гомеобоксных *Hox*-генов. Оказывается, закладка конечностей у животных столь ныне удаленных друг от друга групп, как позвоночные и экдизозои (а также амбулакральных ножек иглокожих и параподий кольчецов), обеспечивается экспрессией гомологичных семейств *Hox*-генов (*Distal-less/Dlx, hedgehog/Sonic hedgehog, decapentaplegic/bone morphogenetic proteins* и *fringe/Radical fringe* у членистоногих/позвоночных, соответственно) [16]. Но, значит, первые (кембрийские) хордовые должны были бегать? Не обязательно. Тот же генный кластер обеспечивает хордовым закладку ряда других метамерных органов, например жаберных дуг. Они-то у самых древних из ныне известных хордовых точно есть, причем в изрядном количестве [17]! А червеобразные животные действительно появились только в кембрийском периоде, в чем удостоверяет летопись ископаемых следов. Кстати, в большинстве случаев, в том числе у позвоночных, процесс «червезации» связан с переходом к роющему или, по крайней мере, скрытному образу жизни [15]. (Среди наземных членистоногих «червезации» отчасти подверглись многоножки, хотя они конечности, конечно, не утратили [18].)

А как быть с представлениями о том, что докембрийские предки кембрийских многоклеточных организмов были мельчайшими планктонными существами или мейобентосом? Есть достаточно оснований (в первую очередь это данные молекулярной биологии и эмбриологии [19]) полагать, что обитатели микропещер в песчаном осадке (мейобентос), наряду с другими примитивными группами, от которых нередко выводят более продвинутых многоклеточных, упростились вторично, потеряв многие органы и даже ткани, имевшиеся у их предков. У тех же тихоходок всего несколько мускулов, но появиться они могли только на основе более развитой мускульной системы: сама она упростилась, а мускулы, наоборот, значительно усложнились [14]. Не лучше обстоят дела и с планктонными пращурами, что опять же выявлено сравнением семейств *Hox*-генов: оказалось, что план развития личинок у первичноротых (например, улиток) и вторичноротых (например, морских ежей) обеспечивается негомологичными генными комплексами. Следовательно, личинки у них появились независимо и, вероятно, позднее возникновения самих этих групп организмов [20]. Более того, кембрийским эмбрионам было свойственно развитие при отсутствии признаков планктонных организмов [13].

Выходит, общий предок по крайне мере всех двусторонне-симметричных животных ходил по дну на ножках, несколько напоминавших щупальца кишечнополостных (именно такие ножки еще сохранили самые простые ксенузии) незадолго до начала кембрийского периода. Не исключено, что это был предок и кишечнополостных (если они несколько упростились вторично [19], перевернувшись вверх ногами). Данные классической сравнительной анатомии и эмбриологии также свидетельствуют, что именно дву-


ECDYSOZOA
Loricifera
Nematomorpha
Nematoda
8
9
10
Priapulida
7
Lousellia †
6
Palaeoscolecida †
5
Fieldia †
4
Ancalognia †
3
Kinorhyncha
12
Tardigrada
11
Pentastomida
15
Arthropoda
14
Onychophora
13
Pycnogonida
17
Anomalocaridida †
16
Xenusia †
2
Lophotrochozoa
Deuterostomia
Platyzoa
Cnidaria
UR-Bilateria †
1
Porifera
Mycetozoa
0

Филогения основных групп многоклеточных. Mycetozoa — клеточные слизевики, Porifera (губки), Cnidaria (кишечнополостные), Deuterostomia (вторичноротые) — гемихордовые, иглокожие, ксенотурбелла, хордовые; Lophotrochozoa — брахиоподы, мшанки и другие щупальцевые, кольчатые черви, моллюски, немертины, погонофоры, сипункулиды, эхиуриды, Platyzoa — коловратки, плоские и брюхоресничные черви, ортонектиды, скребни. UR-Bilateria — гипотетическая предковая группа всех двусторонне-симметричных животных и, возможно, кишечнополостных (гомономная сегментация тела, несколько пар невтягивающихся конечностей, терминальные ротовое и анальное отверстия, возможно, первичная полость, прямое развитие; Xenusia (несколько пар гомономных телескопических конечностей с коготками, ротовой аппарат в виде хоботка с ротовым отверстием на конце, сквозной прямой кишечник с парными боковыми выпячиваниями и терминальным анальным отверстием, сменяемая двуслойная кутикула белково-хитинового состава, сенсорно-железистые сосочки на туловище, окологлоточное нервное кольцо и брюшной продольный нервный ствол, кожно-мускульный мешок; Ancalognia, Fieldia — червеобразные формы с частичной или полной утратой конечностей; Palaeoscolecida, Lousellia — роющие червеобразные формы (кутикула близка по строению к панцирю личиночных приапулид, втягивающийся хоботок и сложная система мышц-ретракторов; Priapulida, Loricifera, Nematomorpha (головохоботные черви): сложно устроенный втягивающийся хоботок (у волосатиков — Nematomorpha — только на личиночной стадии); Nematoda (круглые черви): кутикула в виде сплошной оболочки, хоботок и кольцевые мышцы утрачены; Tardigrada (тихоходки): панцирь из хитиновых пластинок, мышечные пучки специального назначения; Kinorhyncha: конечности утрачены; Onychophora: обособленный головной отдел с ротовым отверстием на брюшной стороне, антеннами и глазами; мозг из трех отделов; Arthropoda (членистоногие): гетерономная сегментация, сложные глаза, членистые конечности, жесткий наружный скелет, мышцы в пучках; Pentastomida (пятиустки), сильно вторично упрощенные ракообразные; Anomalocaridida: обособленный головной отдел, сложные глаза, членистые предротовые хватательные придатки; Pycnogonida (морские пауки), предротовые хватательные придатки в виде клешней-хелифор, членистые конечности. Знаком † помечены вымершие группы.

сторонняя симметрия была исходной для многоклеточных животных [21].

А что было еще раньше? Слизевики, уже обретшие небольшую часть *Hox*-генов [22], и следы организмов, возможно, им подобных, на морском грунте полуторамиллиардолетней давности. «Кембрийский взрыв» случился в весьма короткий (подчеркну — по геологическим меркам) промежуток времени, но подготовка этого явления заняла весьма долгий (даже по тем же меркам) срок, как и предполагал Дарвин. А «тени предков» предсказанных им переходных форм заметил в кембрийском «тафономическом окне» американский геолог и палеонтолог Ч.Уолкотт, ровно через 50 лет после выхода в свет «Происхождения видов».■

Литература

1. *Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М., 2006.
2. *Huey R.B., Ward P.D.* // J. Amer. Med. Assoc. 2005. V.294. №14. P.1761—1762.
3. *Darwin C.* The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. 6th ed. 1872. N.Y.; Scarborough; Ontario, 1958.
4. *Xiao S., Yuan X., Knoll A.H.* // Proc. Natl Acad. Sci. 2000. V.97. №25. P.13684—13689.
5. *Peterson K.J., Butterfield N.J.* // Proc. Natl Acad. Sci. 2005. V.102. №27. P.9547—9552.
6. *Aguinaldo A.M.A. et al.* // Nature. 1997. V.387. №6632. P.489—493.
7. *Aleshin V.V. et al.* // J. Mol. Evol. 1998. V.47. №5. P.597—605.
8. *De Rosa R. et al.* // Nature. 1999. V.399. №6738. P.772—776.
9. *Haase A. et al.* // Dev. Genes Evol. 2001. V.211. №8—9. P.428—433.
10. *Eriksson B.J., Tait N.N., Budd G.E.* // J. Morphol. 2003. V.255. №1. P.1—23.
11. *Журавлев А.Ю.* Мир, которого не может быть // Природа. 1995. №12. С.21—28.
12. *Иванцов А.Ю. и др.* Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов (Сибирская платформа) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2005. Т.284.
13. *Dong X.-p. et al.* // Evol. Dev. 2005. V.7. №5. P.468—482.
14. *Budd G.E.* // Zool. Anz. 2001. V.240. P.265—279.
15. *Caldwell M.W.* // Can. J. Earth Sci. 2003. V.40. №4. P.573—588.
16. *Tabin C.J., Carroll S.B., Panganiban G.* // Amer. Zool. 1999. V.39. 650—663.
17. *Shu D-G. et al.* // Nature. 1999. V.402. №6757. P.42—46.
18. *Shcherbakov D.E.* // Proc. 1st Palaeoentomol. Conf. Moscow 1998. Bratislava, 1999. P.141—148.
19. *Алешин В.В., Петров Н.Б.* Регресс в эволюции многоклеточных животных // Природа. 2001. №7. С.62—70.
20. *Dunn E.F. et al.* // Evol. Dev. 2007. V.9. №1. P.10—24.
21. *Малахов В.В.* // Журн. общ. биол. 2004. Т.65. №5. С.371—388.
22. *Журавлев А.Ю.* В начале был гриб // Природа. 2008. №11. С.40—44.

Дарвинизм и палеоботаника: факты и гипотезы

С.В.Наугольных

Сергей Владимирович Наугольных, *доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН. Область научных интересов — стратиграфия пермской системы, палеофитогеография, палеоэкология, эволюция древней растительности. Постоянный автор «Природы».*

Недавно я читал лекцию на московском школьном фестивале перед довольно большой аудиторией. Это были школьники, преподаватели и руководители школьных профильных кружков по естествознанию. После лекции мне передали записку следующего содержания: «...В последнее время стало модно говорить о неправильности теории Дарвина. Кто-то считает так из религиозных убеждений, кто-то пытается научно опровергнуть эту теорию. Хочется узнать Ваше мнение по этому вопросу, как человека, хорошо знакомого с палеонтологией и эволюцией».

Действительно, если посмотреть на литературу по различным аспектам эволюционной теории, легко увидеть, что и среди профессиональных биологов, и среди людей, интересующихся естествознанием, нередки скептические, а то и едко-иронические высказывания об отдельных положениях дарвинизма и об эволюционной теории (теориях) в целом.

Конечно, среди скептиков и опровергателей есть те, кто просто хочет самоутвердиться, противопоставив себя большинству коллег, и таким образом примкнуть к некоей «интеллектуальной богеме». Таких можно не принимать во внимание, но этим не устранятся некоторые из затруднений в дарвинизме как в любой развивающейся теории. Дальнейшее развитие дарвинизма и его подтверждение безусловно требуют фактического материала. Необходимыми подтверждениями и даже доказательствами изобилует геологическая летопись, а значит, и палеонтология. Поэтому палеонтологические данные (а может быть, они особенно) наравне с результатами современных биологических исследований необходимо вовлекать в дискуссии об эволюции органического мира.

Здесь я попытаюсь показать, что может дать палеоботаническая фактология для иллюстрации некоторых из наиболее важных положений дарвинизма.

© Наугольных С.В., 2009

Естественный отбор

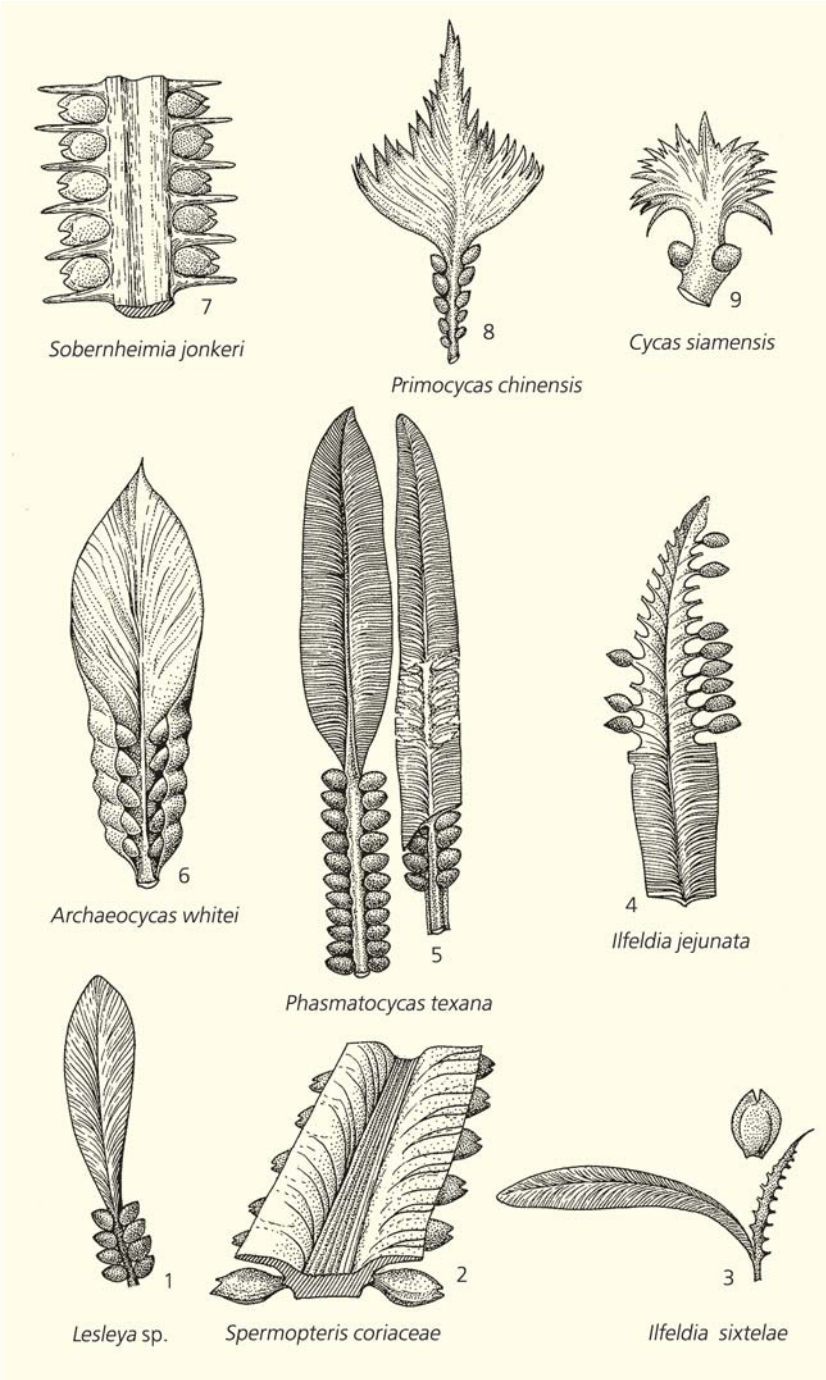
Находки ископаемых остатков удивительных и необычных растений в земных слоях в свое время сыграли очень большую роль в развитии общественного сознания. Люди убедились в том, что когда-то жизнь на Земле была совершенно иной. Не менее важной была и кажущаяся теперь тривиальной изменчивость разных органов ископаемых растений, принадлежавших одному виду. Кстати будет заметить, что размах этой изменчивости в геологическом прошлом подчас существенно превышал нормы, свойственные современным растениям. А изменчивость как таковая, будучи одним из «трех китов» дарвинизма, поставляет материал для естественного отбора.

На палеоботаническом материале также удается выстроить филогенетические ряды от предка до потомка. И они красноречиво и однозначно подтверждают наследуемость признаков. А это еще одна движущая сила эволюции. Надо сказать, что во времена Дарвина однозначность наследуемости была далеко не так очевидна. Но можно ли на палеоботаническом ма-

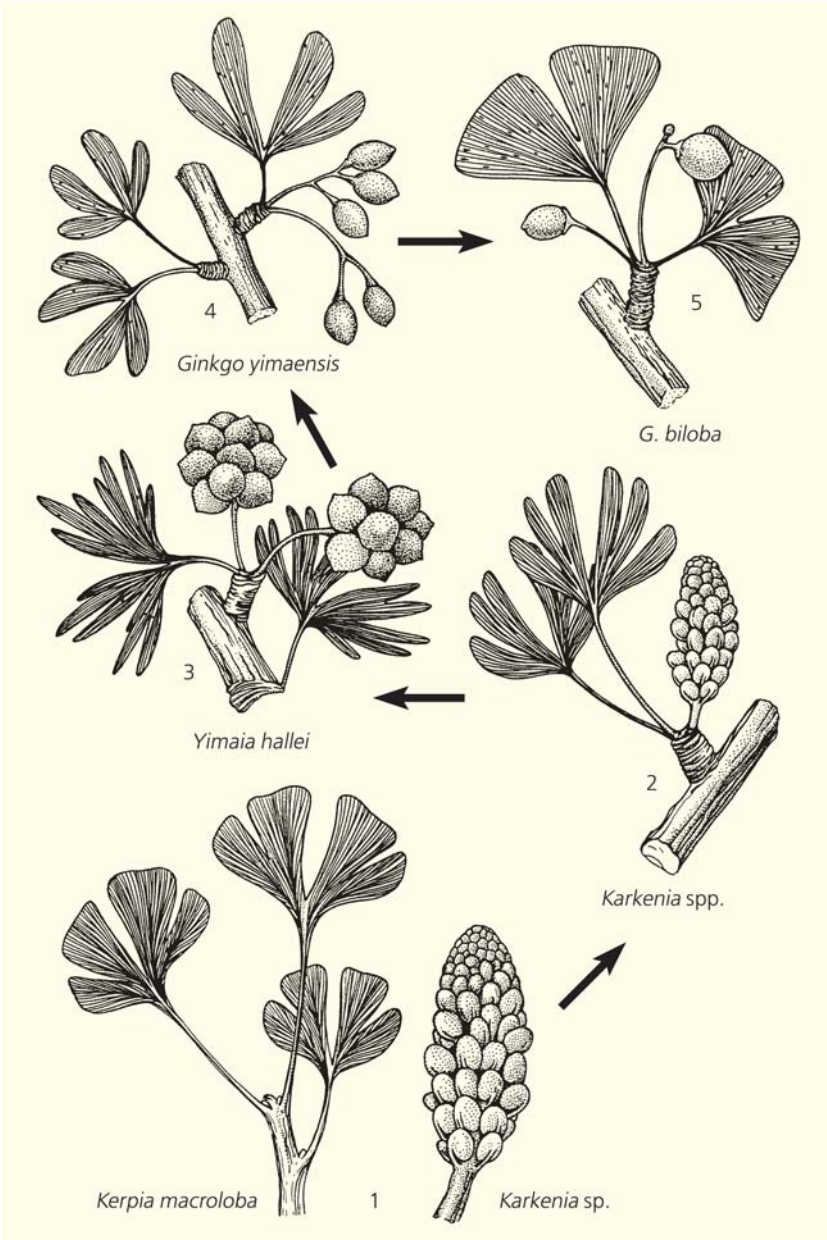
териале проиллюстрировать работу естественного отбора?

Разумеется, нельзя непосредственно увидеть действие естественного отбора, располагая лишь отпечатками листьев или других органов ископаемых растений. Однако можно заметить его результаты и уже потом строить гипотезы о действовавших в том или ином случае факторах отбора и эволюционных последствиях или морфологических решениях, к которым он мог привести. Для построения таких гипотез необходимо сопоставить филогенетические и морфогенетические последовательности в разных группах ископаемых растений с характером изменения реконструированных палеогеографических и палеоклиматических условий, в которых растения существовали.

Обычно при анализе палеоботанического материала трудно установить какую-нибудь эволюционную тенденцию или морфогенетический тренд, так как многочисленные наблюдения разнородны. Поэтому здесь требуется один и тот же методический прием. Я пошел именно этим путем, когда составлял схемы морфогенетических преобразований цикадофитов, гинкговых, пельтаспермовых, користоспермовых и кейтониевых. Для каждого временного уровня был взят наиболее типичный представитель (или два) данной филетической ветви, интерпретация которого наименее противоречива и для которого высока степень вероятности прижизненного сочетания разных органов. Это приближает статус анализируемого таксона (рода, вида) к естественному. К сожалению, не для всех анализируемых растений такое сочетание было установлено, однако с этим пришлось смириться. Увы, такова специфика палеоботанического материала. Далее отобранные для анализа таксоны выстраивались в последовательность, соответствующую геологическому возрасту или времени существования этих растений.



Направление эволюции генеративных органов цикадовых. Видно, что у растений каменноугольного периода (1—4) семязачатки были множественными и располагались на рахисах или по краям листоподобных семеносных органов. В течение перми (5—8) у цикадовых постепенно уменьшались семеносные органы и сокращалось число семязачатков. У современной формы (9) их всего два.
Здесь и далее даны прорисовки изображений, приведенных в научных публикациях авторами находок. 1 — R.L.Leary, 1990; 2 — A.A.Cridland, J.E.Morris, 1960; 3 — Т.А.Быковская, 1985; 4 — M.Barthel, 1975; W.Remy, 1953, с изм.; 5 — слева по S.Mamay, 1976, справа — по W.H.Gillespie, H.W.Pfefferkorn, 1986; 6 — S.Mamay, 1976; 7 — H.Kerp, 1983; 8 — Gao Zhifeng, B.Thomas, 1989; 9 — зарисовка С.В.Наугольных.



Эволюционная тенденция в морфогенезе семеносных органов гинкгофитов. Эта тенденция выразилась в неуклонном снижении количества семязачатков от ранней перми (1) и до современности (5). 1 — S.V.Naugolnykh; 2 — обобщенная реконструкция, S.Archangelsky, 1965, с изм.; 3 — Z.Zhou, B.Zhang, 1992, с изм.; 4 — Z.Zhou, B.Zhang, 1989, с изм.; 5 — современный гинкго двухлопастный.

Начнем с цикадофитов. Древнейшие остатки растений, с той или иной степенью уверенности относимые к цикадовым (класс Cycadopsida), известны из верхнекаменноугольных отложений. Практически у всех позднепалеозойских цикадофитов, независимо от детальности интерпретации растительных остатков, семеносные органы представляли собой уплощенные листовые пластинки, по краям которых располагались семязачатки. У некоторых форм они прикреплялись к средним жилкам листьев, или осям, рахисам. Некоторые из ранних цикадофитов были еще настолько примитивными, что их можно бы отнести и к медуллозовым, или тригонокарповым, птеридоспермам, у которых перистые листья были немодифицированными, а семязачатки располагались на рахисах.

У пермских форм листовая пластинка семеносных органов постепенно редуцировалась, а число продуцируемых семян сократилось. У некоторых видов пластинка (в соответствии с ботаническими традициями ее можно назвать мегаспорофиллом) не исчезла совсем — ее края подвернулись и прикрыли семязачатки, как, например, у *Archaeocycas whitei*. Я думаю, эта тенденция далеко не случайна. В низких широтах Земли, где в основном и произрастали примитивные цикадофиты, в течение всей перми климат постепенно становился все более и более засушливым [1]. Позднекаменноугольные цикадофиты имели широкие, хорошо развитые мегаспорофиллы, приспособленные к испарению большого количества влаги в условиях влажных лесов. В засушливом климате пермского периода эти приспособления оказались не только ненужными, они представляли собой фатальный морфологический груз. Защита семязачатков подвернутыми краями мегаспорофиллов также могла быть селективной реакцией на иссушение климата. Она и была закреплена у части цикадофитов естественным отбором, а менее приспособленные формы вымерли в течение раннепермской эпохи.

Очень сходная тенденция, правда, выразившаяся в уменьшении количества продуцируемых семязачатков, проявляется в морфогенезе семеносных органов гинкгофитов (порядок Ginkgoales).

Роль гинкговых и цикадофитов в эволюции растительности на рубеже палеозоя и мезозоя очень похожа. Те и другие появились в позднем карбоне, а в пер-

ми уже существовал целый ряд форм, хотя и весьма малочисленных. Доминировали тогда древние группы голосеменных — кордаиты, диктиоптеридиевые (глоссоптериды), войновскиевые и палеозойские семейства хвойных.

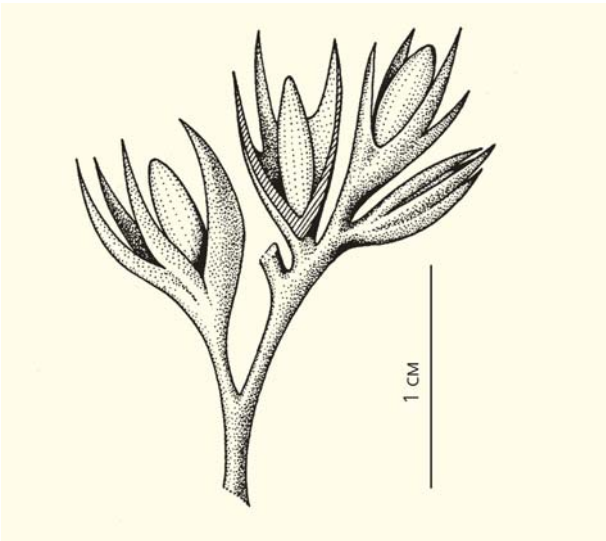
После экосистемной перестройки на рубеже перми и триаса подавляющее большинство групп растений, типичных для палеозоя, вымирает. Начинается постепенный рост разнообразия и количественного участия в растительном покрове гинкговых и цикадовых. И уже с позднего триаса они становятся одними из определяющих элементов мезозойской растительности.

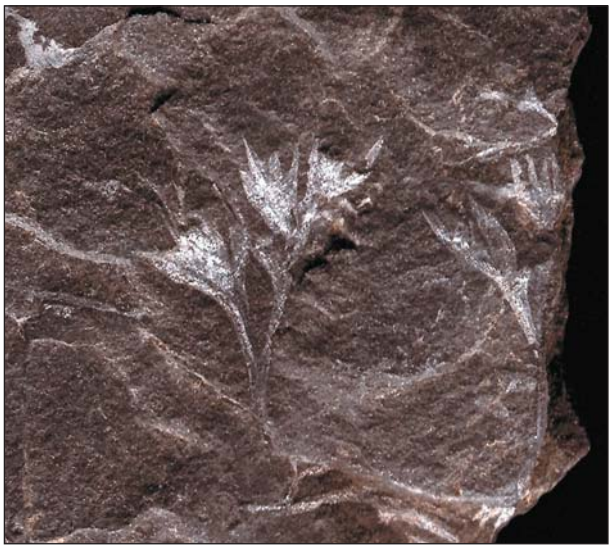
Уменьшение количества продуцируемых семян у гинкговых можно объяснить повышением эффективности репродуктивных механизмов, жизненно необходимых в условиях неуклонной аридизации климата и обострившейся в связи с ней борьбой за существование. Типичные для палеозоя кордаиты, войновскиевые и глоссоптериды вымерли в ходе этой борьбы под действием жестокого естественного отбора на фоне прогрессирующего иссушения климата.

Постепенное вымирание гинкговых в течение кайнозоя совпадает по времени с исчезновением тех млекопитающих, которые поедали их семена и тем способствовали распространению этих растений. У прошедших через пищеварительный тракт семян твердая оболочка семян размягчалась, и облегчалось прорастание заростков, которые к тому же получали дополнительные органические вещества и влагу, необходимые для первой фазы онтогенетического развития. Тот, кто сталкивался со зрелыми семенами современного гинкго, наверняка запомнил их странный, острый и, в общем-то, неприятный запах. Его источают мягкий воротничок и внешние покровы семени, окрашенные в желто-оранжевый цвет. И яркая окраска, и сильный запах, подобно феромонам, притягивали животных, питавшихся семенами гинкговых. Раньше, в мезозое, это были, конечно же, не млекопитающие, а разнообразные наземные и летающие рептилии. Их вымирание на рубеже мела и палеогена также могло способствовать постепенному снижению количества гинкговых в палеофитоценозах.

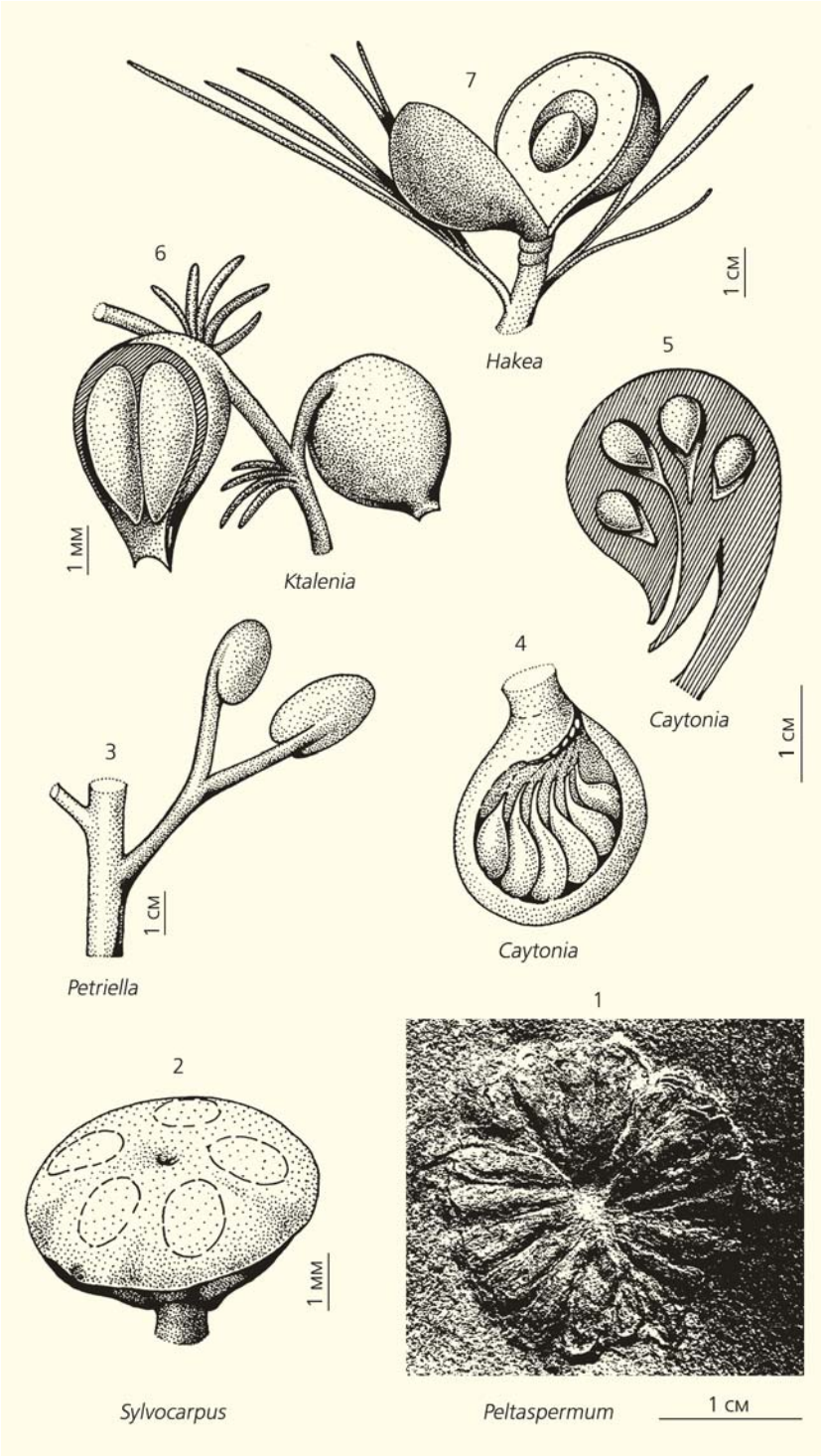
У наиболее древних, палеозойских, гинкгофитов настоящего воротничка еще не было, однако у раннеюрских он уже хорошо развит. Происхождение воротничка до сих пор остается не вполне определенным. Полагаю, что он мог образоваться за счет совмещения признаков аберрантных воронковидных листьев с другой аберрацией — заложением семязачатка на краю листовой пластинки [2]. Произойти это должно было как раз в конце перми—начале триаса. Так может быть, появление воротничка, привлекавшего внимание некрупных растительноядных рептилий, и повысило эффективность репродукции гинкговых на рубеже палеозоя и мезозоя? Именно эта мутация могла быть подхвачена естественным отбором и закреплена в последующих поколениях гинкгофитов.

Еще одна крупная филогенетическая ветвь тянется из палеозоя к современности, связывая на первый взгляд очень разрозненные формы. В основании ветви находятся весьма интересные и своеобразные голосеменные растения из семейства пельтаспермовых (Peltaspermaceae). В соответствии с тради-





Moresnetia sp., одно из наиболее примитивных голосеменных растений (реконструкция и отпечаток в породе). У этого раннекаменноугольного птеридосперма семеносные органы представляли собой купулы (капсулы с открытой верхушкой), собранные в пучки на концах фертильных побегов. Местонахождение Бреды, Южный Урал.



Морфогенетический тренд в развитии семеносных органов. Уже в перми (1, 2) у пельтаспермовых (1—3) семеносные органы начали замыкаться, в триасе (3), юре (4, 5) и в мелу (6) процесс все более эффективной защиты созревающих семязачатков продолжался. В результате еще у кейтониевых (4, 5) семеносные органы замкнулись почти полностью и напоминали органы покрытосеменных (7) растений. 1 — №4856/123а, коллекция автора, Геологический институт РАН, местонахождение Крутая Катушка, Пермский край; 2 — S.V.Naugolnykh, 2008; 3 — T.N.Taylor et al., 1994; 4 — В.А.Красилов, 1989; 5 — T.M.Harris, 1933; 6 — T.N.Taylor, S.Archangelsky, 1985; 7 — C.Bommer, 1903.

ционными представлениями, оно входит в состав одноименного порядка Peltaspermales, принадлежащего большому и разнообразному классу птеридоспермов, или иначе «семенных папоротников» (их еще называют Pteridospermopsida, Lyginopteridopsida, Cycadofilicopsida).

Пельтаспермовых, конечно же, нельзя считать типичными птеридоспермами, ведь у них, в отличие от классических представителей этого класса, семеносные органы были уже в высокой степени специализированы — представляли собой уплощенные зонтиковидные образования. К нижней стороне этих семеносных дисков, или пельтоидов, прикреплялись семена. Такое строение характерно для типичных пельтаспермовых, собственно относящихся к роду *Peltaspermum*. Именно от них в конце раннепермской эпохи ответвилась новая группа родов, объединенных в другое семейство — ангаропельтидиевых (Angaropeltidaceae). Тогда оно состояло из двух родов — *Sylvocarpus* и *Permoxylocarpus*, отличавшихся строением женских репродуктивных органов: семеносные диски (какие были у пельтаспермовых) преобразовались в полузамкнутые (у *Permoxylocarpus*) или даже почти полностью замкнутые (у *Sylvocarpus*) семеносные капсулы. Это морфологическое изменение возникло за счет опускания краев диска и их смыкания вокруг ножки репродуктивного органа. Количество продуцируемых семян у пельтаспермовых и ангаропельтидиевых варьировало в весьма широких пределах, но и здесь улавливается некоторый эволюционный тренд: у раннепермского *Peltaspermum retensorium* оно достигало 25, у *Permoxylocarpus trojanus* — от 14 до 16, а у *Sylvocarpus armatus* — всего пяти. Корреляция, намечающаяся между степенью замкнутости диска и количеством семян, может отражать повышенную эффективность

защиты семязачатков во время их созревания. Чем лучше защита, тем меньше семян требуется для успешного размножения растения.

Последние достоверные пельтаспермовые вымерли в конце триасового периода. Но еще в его начале и подчас в тех же фитоценозах (особенно в Южном полушарии на материках Гондваны) уже существовали по соседству прогрессивные птеридоспермы — растения семейства користоспермовых (или, что то же: умкомазиевых, дикроидиевых). Они, сохраняя многие черты пельтаспермовых, все же выходят на новый уровень организации. У некоторых користоспермовых (например, у растений родов *Petriella* и *Ktalenia*) семеносные органы практически полностью замкнуты. Этим они очень напоминают плодолистик покрытосеменных. У многих видов из родов *Corystospermum* и *Ktalenia* количество продуцируемых семян сокращается до двух.

В юре и раннем мелу на смену користоспермовым приходят кейтониевые (семейство Caytoniaceae). По уровню организации они настолько приближаются к покрытосеменным, что непосредственных предков этой группы растений некоторые палеоботаники склонны искать именно среди кейтониевых. Конечно, у них еще не было цветка, но, как предполагается, их пыльца уже прорастала к семязачаткам через некое подобие рыльца, как у покрытосеменных [3].

Сейчас нельзя однозначно утверждать, что пельтаспермовые—користоспермовые—кейтониевые—покрытосеменные связаны в единую филогенетическую цепочку. Однако здесь налицо морфогенетический тренд, который отражает эволюционную тенденцию: она выражена во все более и более эффективной защите созревающих семязачатков от неблагоприятных воздействий окружающей среды, послуживших в этом процессе самым активным фактором естественного отбора.

Разумеется, действие отбора в геологическом прошлом не ограничивалось уровнем таксонов, но распространялось и на эволюцию сообществ. И здесь отбор мог играть не только прогрессивную, созидательную роль, но и, напротив, иногда приводил к смене высокоорганизованных и сбалансированных сообществ на более примитивные. Один из самых показательных примеров в этом отношении — изменение растительности в середине пермского периода в Приуралье, где на рубеже кунгурского и уфимского веков резко, можно сказать катастрофически, изменилась структура растительных сообществ. Разгар кризиса, его парадоксальная фаза, приходится на соликамское время— первую половину уфимского века. В Приуралье исчезает исключительно богатая видами кунгурская, или, как ее еще называют с легкой руки выдающегося российского палеоботаника М.Д.Залесского, бардинская, флора. Ее сменяет соликамская, или вячеславиевая, флора, таксономически очень бедная. Во многих местонахождениях она представлена единственным видом — древовидной вячеславией (*Viatcheslavia vorcutensis*), гетероспоровым плауновидным растением.

В конце раннепермской эпохи в Приуралье были и весьма высокоорганизованные растения, например разнообразные хвойные, птеридоспермы и гинкгофиты. Подавляющее большинство видов кунгурской флоры уже хорошо приспособлено к окружающей обстановке. Многие из них занимали строго определенные экологические ниши, о чем свидетельствуют различные морфологические и анатомические признаки — маркеры специфических адаптаций. Сами кунгурские палеофитоценозы были отчетливо структурированы и сложно организованы.

Соликамская растительность, напротив, была устроена довольно просто. Тафономические данные указывают: соликамские палеофитоценозы состояли из одного-двух катениальных звеньев, причем без отчетливой высотной структуры. Вячеславии, судя по тому, что их остатки встречаются в отложениях морского, лагунного и речного происхождения, могли произрастать в самых разных условиях, разумеется, если случались хотя бы кратковременные влажные сезоны, необходимые для размножения.

Чем же обусловлена эта весьма контрастная перестройка, столь глубоким образом отразившаяся на структуре растительных сообществ?

В нижней части соликамских отложений во многих районах Северного, Среднего и Южного Приуралья есть несомненные признаки резкой аридизации климата: гипс и мощные прослои строматолитов. Это явное свидетельство ненормальной, то резко повышавшейся, то, наоборот, понижавшейся солености морского бассейна, в котором они образовались. Существовал он в Предуральском краевом прогибе и закрылся в конце раннепермской эпохи, после чего распался на отдельные лагуны.

Резкое иссушение климата в соликамское время во всем приуральском регионе и привело к вымиранию богатой видами кунгурской растительности. Значительная часть споровых и голосеменных растений не смогла приспособиться к резко изменившимся условиям. На смену этим растениям пришли менее специализированные и невзыскательные в экологическом отношении вячеславии, которые к тому же еще и неплохо переносили длительные засушливые периоды.

Снова естественный отбор, но уже на уровне сообществ. Однако, в отличие от упомянутых таксономических примеров, он привел не к структурному про-

грессу, а скорее к регрессу, правда временному.

Очень сходной, но уже в глобальном масштабе, была ситуация на рубеже перми и триаса. Тогда в роли пионеров, колонизовавших освободившиеся после кризиса пространства, выступили плевромейи. Будучи прямыми потомками приуральских вячеславий, они во многом напоминали предков морфологически. Это сходство, конечно же, тоже не было случайным. Аридизация климата на границе перми и триаса сделала необходимыми те же адаптации, что и во время соликамского кризиса в Приуралье.

Справедливости ради надо сказать, что примеры катастрофически быстрых изменений в растительном мире не позволяют согласиться с одной из наиболее широко распространенных максим Дарвина, что природа «не устраивает революций». Конечно же, устраивает, и не реже, чем они происходят в человеческом обществе, однако резкие изменения — «революции» — в биосфере протекают все по тем же универсальным эволюционным законам.

Прогрессивная эволюция

Перейдем от палеоботанических картин, иллюстрирующих механизмы и факторы эволюционного процесса, к их филогенетическому «овеществлению». Но прежде остановимся на прогрессивной эволюции и неразрывно с ней связанным положением классика дарвинизма А.Н.Северцова о ключевых ароморфозах [4].

Анализируя пути развития растительного мира, можно видеть несколько узловых, ключевых этапов становления морфологических прототипов в различных группах высших растений. Само их появление до конца еще не ясно, хотя над этой проблемой исследователи бьются, пожалуй, со времени возникновения палеоботаники как науки. Очень многое сделано в последние десятилетия, и сейчас в общих чертах появление высших растений можно реконструировать.

Зарождение высших растений началось с анатомо-морфологических приобретений: плотных покровов с устьицами (органами газообмена — «дыхания») и проводящей системы. Споры с трехлучевой щелью разверзания, характерные для многих споровых растений и вмещающие специализированные органы, видимо, появились чуть раньше, у произраставших на сублиторали и литорали водорослей. Экологически они близки современным бурым водорослям — фукусам и аскофиллюмам.

Становление прототипа высших растений завершилось в силуре, и далее началось активное совершенствование примитивных форм, приспособление к условиям среды, приведшее к вспышке биоразнообразия. Его пик пришелся на ранний и средний девон. Крупные морфологические преобразования (появление эпидермиса и других специализированных тканей, кутикулы, устьиц и трахеид) позволили споровым растениям выйти на качественно новый эволюционный уровень и освоить разнообразные околоводные пространства в середине палеозоя.

В конце девонского периода в растительном мире возникает новая репродуктивная система, связанная с образованием семян. Благодаря этому растения обрели возможность предохранять зародыш нового организма, а за счет таких приспособлений для полета, как крылатки и хохолки на семенах, могли расселяться ветром на все новые и новые территории. Вслед за появлением первых семян примитивные голосеменные дали настоящую вспышку разнообразия в начале каменноугольного периода. Второе крупное приобретение — появление семян, т.е. органов воспроизведения и расселения, — открыло растениям пути для освоения «первичных пустынь» — удаленных от водоемов и водотоков возвышенных и водораздельных пространств.

Разумеется, далеко не все эволюционные процессы в растительном мире шли по схеме ароморфоз—идиоадаптация, т.е. по закону Северцова. Проще говоря, за крупными перестройками не всегда наступал период частных приспособлений.

Сейчас установлено, притом на довольно обширных материалах из истории растений и животных, что некоторые морфогенетические тенденции возникали независимо в разных параллельно развивающихся группах. Таков, например, феномен «ангиоспермизации», постепенного выхода различных групп голосеменных на уровень развития покрытосеменных.

По мнению А.Г.Пономаренко, известного палеонтолога-аналитика, «Новая группа не возникает в результате одного ключевого эволюционного преобразования и диверсифицируется в новой нише (или лицензии), а отдельные ее черты появляются у разных представителей групп предшественников, и именно эти новые свойства преобразуют мир, делая новую группу все более приспособленной, и в конце концов ее появление становится неизбежным» [5].

С этой точки зрения, на определенном этапе эволюции сразу в нескольких группах голосеменных растений обозначилось направление, ведущее к прогрессивным преобразованиям. У продвинутых голосеменных это выразилось, прежде всего, в облекании семян все более и более замкнутыми оболочками — прообразами плодолистика покрытосеменных растений.

Существование общих тенденций в эволюции органического мира — не только «ангиоспермизации», но и других «-заций» (атроподизации, т.е. при-

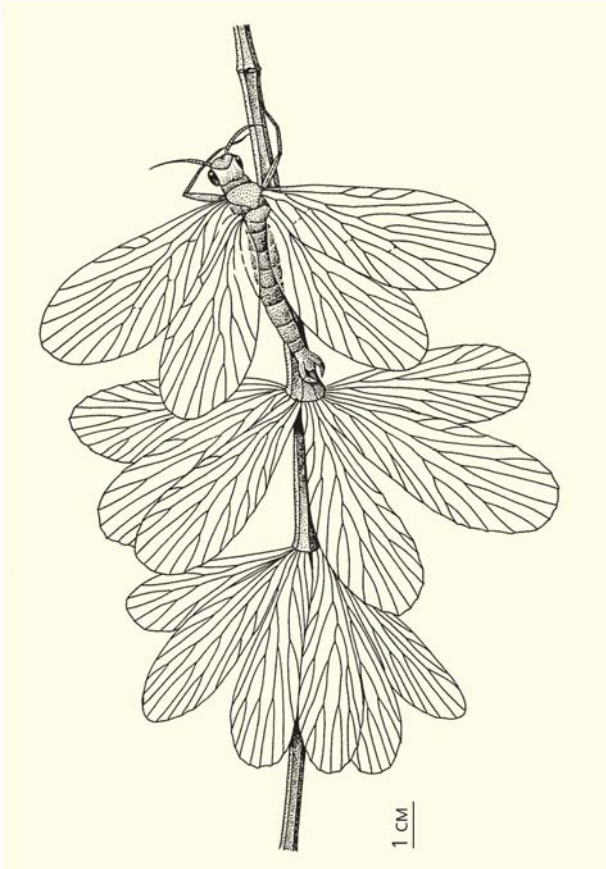
обретения признаков членистоногих разными исходными группами примитивных беспозвоночных; маммализации — появления признаков млекопитающих у нескольких групп зверообразных рептилий и т.д.) может быть понято как подтверждение ортогенеза, «направленной эволюции». А тогда отрицается роль дарвиновского естественного отбора, основанного на стохастических и вероятностных процессах.

Однако все эти «-зации» можно объяснить и с позиций классического дарвинизма. Если организмы существуют в сходных условиях, причем не только абиотических, но и ценотических, то возникают и сохраняются сходные адаптации. Следовательно, эти общие тенденции есть ни что иное, как такие адаптации — один из важных шагов в конкурентной борьбе растений за выживание.

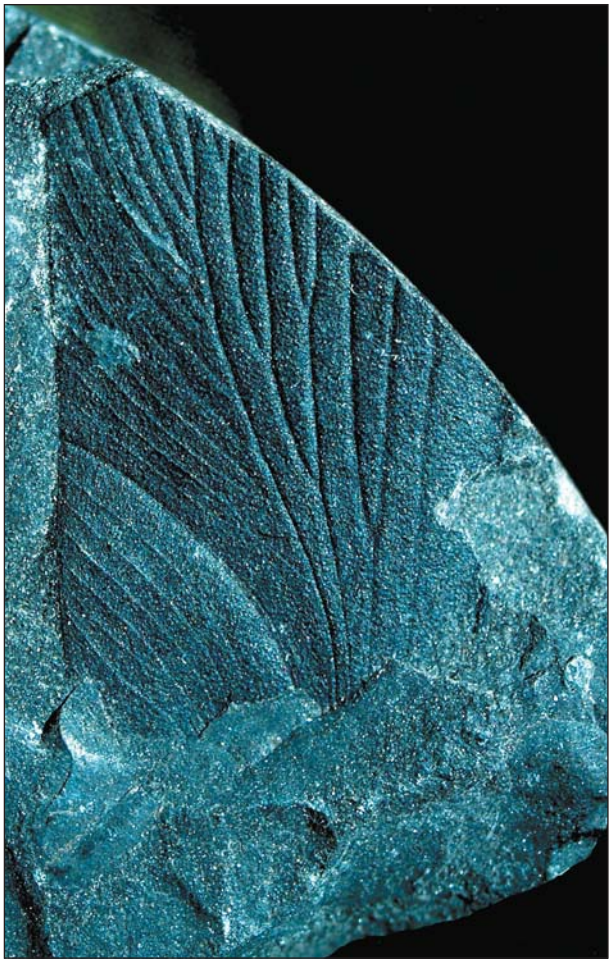
Коэволюция

В «Происхождении видов» Дарвин пишет: «...Про растение, ежегодно производящее тысячу семян, из которых в среднем вызревает лишь одно, еще вернее можно сказать, что оно борется с растениями того же рода и других, уже покрывающими почву. Омела зависит от яблони и еще нескольких деревьев, но было бы натяжкой говорить о ее борьбе с ними потому только, что если слишком много этих паразитов вырастет на одном дереве, оно захиреет и погибнет. Но про несколько сеянок омелы, растущих на одной и той же ветви, можно совершенно верно сказать, что они ведут борьбу друг с другом. Так как омела рассеивается птицами, ее существование зависит от них, и, выражаясь метафорически, можно сказать, что она борется с другими растениями, приносящими плоды, тем, что привлекает птиц пожирать ее плоды и, таким образом, разносить ее семена. Во всех этих значениях, нечувствительно переходящих одно в другое, я ... прибегаю к общему термину “Борьба за существование”» [6].

Действительно, прогрессивная эволюция организмов



Скорпионница (*Petromantis sylvaensis*) на клинолистнике (*Sphenophyllum biarmicum*). Сидя на побеге, петромантис маскируется под листовую мутовку, чтобы стать незаметным для пролетающих мимо хищных насекомых, например, гигантских стрекоз меганеврид с полуметровыми крыльями.



Крыло таракана. Жилки на крыле повторяют жилкование листьев птеридоспермов, встречающихся в тех же пермских отложениях. Печорское Приуралье.

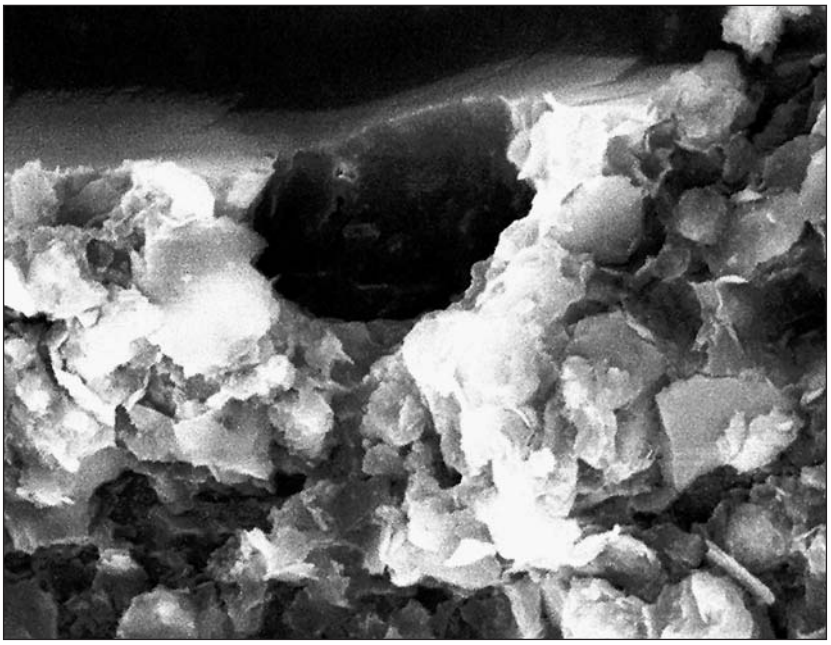
Яйцекладка насекомого в желобке рахиса птеридосперма или папоротника. Еще один пример симбиотических отношений растений и насекомых. Нижнепермские отложения Среднего Приуралья, местонахождение Чекарда.

и в особенности растений протекает в тесной связи с развитием их соседей и партнеров по биоценозам. Не знаю, можно ли точно подсчитать соотношение адаптаций организма к абиотическим факторам среды и приспособлений к сосуществованию с другими организмами одного и того же сообщества. Но совершенно очевидно, что приспособления к эффективному взаимодействию с другими компонентами биоценоза исключительно важны. Появляются такие симбиотические адаптации в геологической истории растений довольно рано. Уже в карбоне есть масса примеров коэволюции растений и животных (прежде всего членистоногих), их активного взаимодействия между собой. Очевидно, симбиотическая пара животное—растение возникла гораздо раньше.

В растительных сообществах конца палеозоя возникают разные симбиотические отношения между организмами. Пожалуй, хрестоматийный пример — мимикрия палеозойских тараканов: жилкование их крыльев очень похоже на жилкование перышек некоторых птеридоспермов. Мимикрия была свойственна также раннепермскому насекомому из группы скорпионниц — петромантису (*Petromantis sylvaensis*). Жилкование и очертания его крыльев и листьев сфенофиллума, или клинолистника (*Sphenophyllum biarmicum*), практически идентичны. Прекрасный пример творческой роли естественного отбора! Спрятавшись между листьями растения или затаившись на его побеге, насекомое становилось невидимым как для врагов, так и для потенциальной жертвы, что, естественно, резко повышало шансы на выживание и оставление потомства.

Приведу еще, пожалуй, более яркий пример тесных взаимоотношений позднепалеозойских насекомых и растений. Как сейчас установлено, некоторые из насекомых (например, палеодиктиоптеры [7]) того времени охотно прогрызали спорангии и семязачатки древних голосеменных и высасывали питательное содержимое. Разумеется, такой тип взаимодействия насекомых с растениями не мог не отразиться самым негативным образом на эффективности размножения последних, поскольку количество вызревающих семян неизбежно уменьшалось. Пищевые последовательности, связывающие воедино все компоненты экосистемы, разумеется, обусловливали относительную синхронность эволюционных преобразований и у продуцентов, и у консументов. Надо сказать, особую роль положения организма в пищевых цепочках для эволюционных преобразований неоднократно подчеркивал И.И.Шмальгаузен [8].

Изучая кутикулы упомянутого уже раннепермского сылвокарпуса, я обратил внимание на странные округлые дырочки-перфорации, идущие по внеш-



Микроперфорация на семеносной капсуле сылвокарпуса (*Sylvocarpus armatus*). Прокалывая толстую внешнюю кутикулу, насекомое высасывало питательное содержимое капсулы. Это пример трофической связи насекомых с растениями в раннепермское время. Диаметр перфорации 9 мкм. Приуралье, местонахождение Чекарда, Суксунский р-н Пермской обл.

ней поверхности [9]. Кутикулы оказались необычно толстыми, перфорации не пронизывали их насквозь, а по краям были видны травматические ткани. Видимо, семенами сылвокарпуса, заключенными внутри семеносной капсулы, питались какие-то насекомые со стилетом — приспособлением для прокалывания растительных тканей (такие стилеты известны у тех же палеодиктиоптер). Развитие мощной покровной кутикулы, предохранявшей капсулы и семена от повреждений насекомыми, было адаптивным ответом сылвокарпуса на их агрессию. И таких примеров в истории взаимоотношений растений и насекомых в истории Земли было немало.

* * *

В завершение вернусь к записке, переданной любознательным школьником. Так есть ли альтернатива дарвинизму в объяснении природы биологических (в том числе, и палеоботанических) феноменов и процессов?

Если не принимать во внимание разнообразные теологические толкования, которые без труда могут объяснить вообще все, что угодно, то, пожалуй, самой серьезной концепцией, которая конкурирует с дарвинизмом, можно считать теорию номогенеза Л.С.Берга [10]. Сходные представления в разные годы высказывались в той или иной форме разными биологами (например, А.Лима-де-Фариа [11]).

Номогенетические теории довольно красиво объясняют морфологическую структурированность организмов. Однако феномен «стрелы времени», прогрессивного развития биосферы Земли без привлечения естественного отбора как фактора, определяющего это развитие, они, на мой взгляд, объяснить не в состоянии. Именно поэтому дарвинизм в его современном понимании, опирающийся и на традиционные положения, и на популяционную генетику, остается основой основ современного естествознания и научной картины мира.■

Литература

1. *Наугольных С.В.* Флора в преддверии пермо-триасового кризиса // Природа. 2006. № 7. С.49—58.
2. *Naugolnykh S.V.* // Paleontological Journal. 2007. V.41. №8. P.815—859.
3. *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989.
4. *Северцов А.Н.* Главные направления эволюционного процесса (морфобиологическая теория эволюции). М., 1967.
5. *Пономаренко А.Г.* Ангиоспермизация, взгляд палеоэномолога // Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. Сборник тезисов и докладов. М., 1996. С.54—55.
6. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора. М., 1987.
7. *Шаров В.Г.* Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Вопросы палеонтологии насекомых. Докл. на 24-м ежегодном чтении памяти Н.А.Холодковского. Л., 1973. С.49—63.
8. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946.
9. *Наугольных С.В.* // Палеонтологический журнал. 2008. № 4. С.94—100.
10. *Берг Л.С.* Труды по теории эволюции. Л., 1977.
11. *Лима-де-Фариа А.* Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. М., 1991.

Революция в зоологии: новая система билатерий

В.В.Малахов

Владимир Васильевич Малахов, *член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных животных Московского государственного университета им.М.В.Ломоносова. Специалист в области сравнительной анатомии и эмбриологии беспозвоночных. Член редколлегии журнала «Природа».*

В последние полтора десятилетия к традиционной триаде методов изучения эволюции животных (сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии) добавилась еще молекулярная филогенетика. Суть ее состоит в сравнительном анализе последовательности нуклеотидов в геноме различных групп организмов. Методология этого анализа в общем виде такова: чем больше мутаций накопилось в сравниваемых генах, тем раньше разошлись изучаемые группы животных, тем ниже разветвляются ведущие к ним побеги на филогенетических деревьях. В большинстве случаев сравнивают не целые геномы (пока полностью расшифрованы геномы далеко не всех организмов), а отдельные гены — гены рибосомальной РНК, актина, цитохромов, гомеобоксные гены и др.

Большинство зоологов весьма критично относится к филогенетическим схемам, созданным молекулярными биологами. Дело, конечно, отнюдь не в том, что классические зоологи — патологические ретрограды, не приемлющие ничего нового, а в том, что молекулярная филогенетика дает информацию только о близости или отдаленности тех или иных систематических групп. Для зоологов же важна суть тех преобразований строения и развития, которые произошли в ходе эволюции. Отсутствие такой содержательной интерпретации затрудняет принятие зоологами новых идей, рожденных молекулярной филогенетикой. Вот почему в настоящее время существуют две параллельные системы взглядов на филогению и классификацию билатерально-симметричных животных: классическая (которая до сих пор используется в преподавании зоологии) и новая, возникшая благодаря достижениям молекулярной генетики (рис.1).

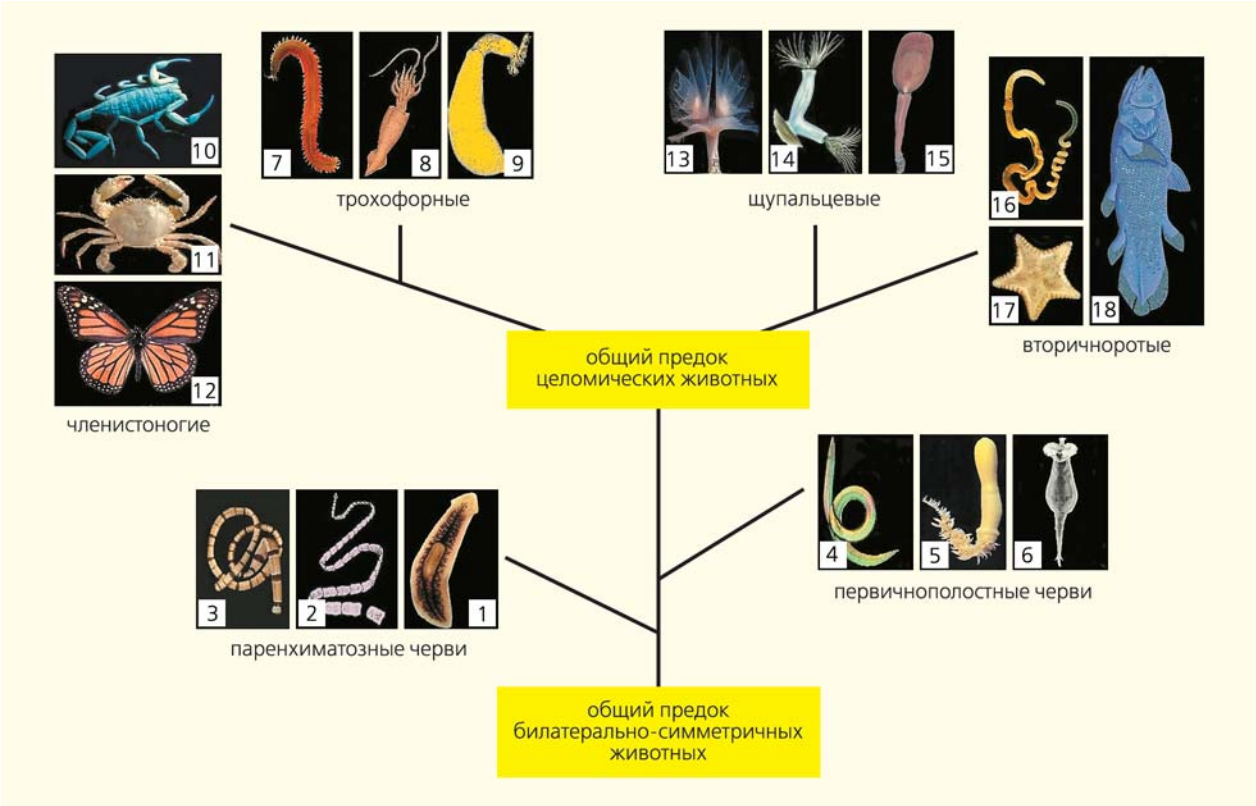
© Малахов В.В., 2009

Классическая система билатерий

Классическая система билатерально-симметричных животных, продержавшаяся в науке около 100 лет, основана на буквально понимаемой идее прогрессивной эволюции. Наиболее примитивными билатериями считались плоские черви — турбеллярии, у которых нет сквозного кишечника и полости тела, а промежутки между органами заполнены соединительной тканью — паренхимой [1—3]. Все остальные билатерально-симметричные организмы — потомки паренхиматозных червей.

Второй уровень — это первичнополостные черви, т.е. круглые черви-нематоды, коловратки, волосатики и головохоботные черви (приапулиды, киноринхи, лорициферы). Все они имеют сквозной кишечник и так называемую первичную полость тела, которая лишена собственной клеточной выстилки и представляет собой заполненные жидкостью пространства между органами.

Третий уровень организации — это животные с вторичной полостью тела (целомом), выстланной мезодермальными



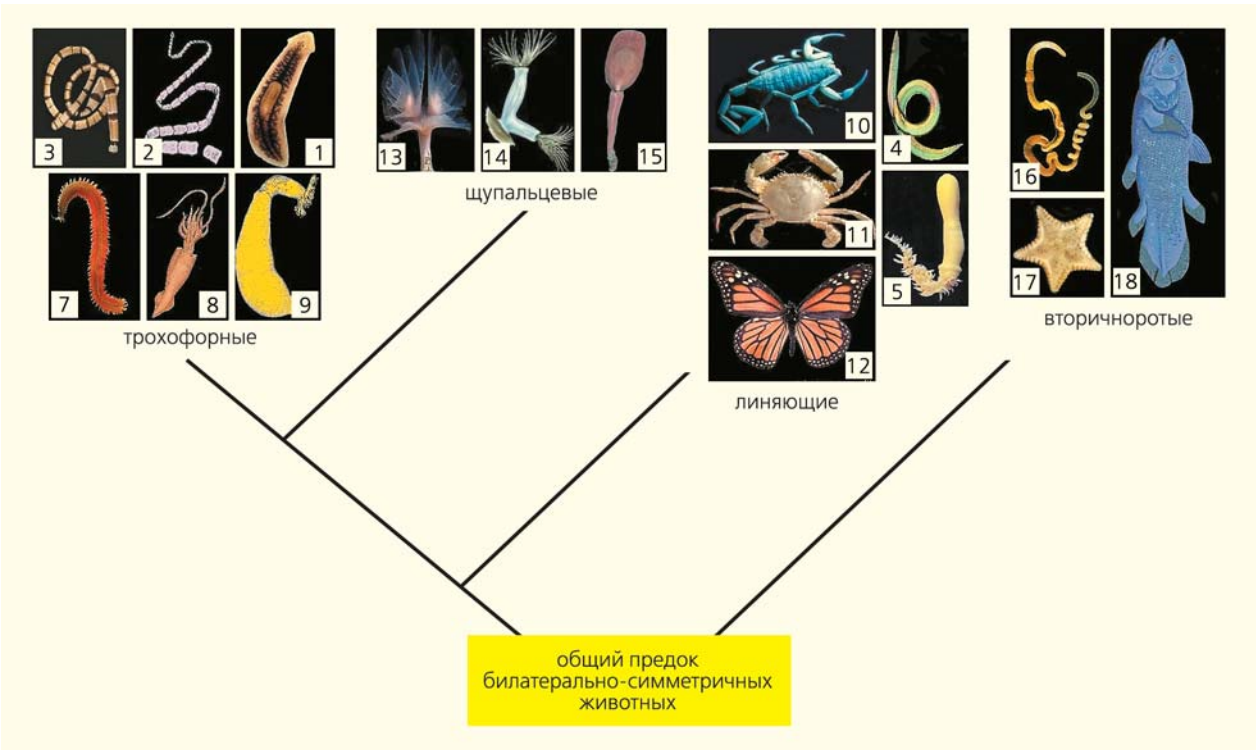


Рис.1. Классические (вверху) и новые представления о системе и филогении билатерально-симметричных животных. 1 — свободноживущие плоские черви (турбеллярии), 2 — паразитические плоские черви, 3 — немертины, 4 — круглые черви (нематоды), 5 — головохоботные черви, 6 — коловратки, 7 — кольчатые черви, 8 — моллюски, 9 — сипункулиды, 10 — хелицеровые, 11 — ракообразные, 12 — насекомые, 13 — форониды, 14 — мшанки, 15 — брахиоподы, 16 — полухордовые, 17 — иглокожие, 18 — хордовые. На схеме представлены далеко не все группы животных.

клетками. Их подразделяли на первичноротых (Protostomia), к которым относили моллюсков, кольчатых червей (аннелид) и членистоногих, и вторичноротых (Deuterostomia) — иглокожих, полухордовых и хордовых. Щупальцевых животных (брахиопод, форонид и мшанок) считали группой, близкой к вторичноротым.

В большинстве и отечественных, и зарубежных учебников (начиная со школьных) курс зоологии изложен именно в таком порядке. В то же время для специалистов-зоологов вовсе не секрет, что классическая система несет множество неустранимых противоречий. Вот несколько из них.

Турбеллярии (напомним, самые примитивные билатерии) имеют очень сложную половую систему, внутреннее оплодотворение, аберрантные сперматозоиды, сильно измененное развитие. У целомических организмов, напротив, наружное оплодотворение, примитивные сперматозоиды, простая половая система и примитивное развитие. Получалось, что целомических животных невозможно вывести от турбеллярий.

Один из главных признаков первичноротых животных — спиральное дробление. Это довольно специализированный (детерминированный) тип развития, при котором клетки раннего эмбриона (бластомеры) с самого начала занимают строго определенное положение и развиваются в строго определенный орган. У вторичноротых и щупальцевых более примитивное и, главное, недетерминированное развитие: дробление — радиальное с другим и не столь жестким порядком расположения бластомеров, к тому же неизвестно, из какой клетки какой зачаток разовьется. Из недетерминированного дробления вывести детерминированное можно, а наоборот — нет. Получается, что турбеллярии, кольчатые черви и моллюски — это одна ветвь, а вторичноротые и щупальцевые — совсем другая, причем более примитивная.

Членистоногие, которые в классической системе рассматривались как ближайшие потомки кольчатых червей, лишены целома. Их полость тела без клеточной выстилки и представлена заполненными жидкостью промежутками между органами, как у первичнополостных червей. Считается, что членистоногие утратили целом, но тогда его могли утратить и первичнополостные черви, которые на филогенетическом дереве помещаются ниже, чем целомические животные.

Бесспорная палеонтологическая история билатерально-симметричных животных начинается с кембрийского периода (около 540 млн лет назад), когда существовала богатая фауна членистоногих, брахиопод, иглокожих, головохоботных червей, были моллюски и аннелиды. Однако нет никаких отпечатков турбеллярий или других организмов, которых можно было бы интерпретировать как плоских червей. Получается, что членистоногие, аннелиды, брахиоподы и иглокожие появились на самых ранних этапах эволюции билатерий, а в классической системе они занимают самые высшие этажи филогенетического дерева.

Список противоречий классической системы этим не исчерпывается, но и этого достаточно для понимания неизбежности коренного обновления зоологической классификации, что и случилось в 90-х годах минувшего столетия с развитием молекулярной филогенетики.

Молекулярная филогенетика билатерий

Один из наиболее болезненных ударов по классической системе нанесла молекулярная филогенетика в конце XX в., когда выяснилось, что членистоногие, которые в течение полутора столетий считались прямыми потомками кольчатых червей, оказались, по результатам сравнительного анализа генов рибосомальной РНК, ближайшими родственниками первичнополостных червей (нематод, волосатиков, головохоботных) [4, 5]. Новый, надтиповой таксон был назван Ecdysozoa (от греч. εξοδος — выход и ζωα — животные, т.е. линяющие животные), объединяющий первичнополостных червей и членистоногих. За прошедшее десятилетие филогенетическое единство Ecdysozoa подтвердилось в нескольких десятках молекулярно-филогенетических исследований, проведенных на разных группах генов [6—9]. Однако до сих пор неясно, каков был ход эволюции: от круглых червей к членистоногим или наоборот, а, может, и вовсе — независимо от общего предка, но в таком случае, какого?

Согласно данным молекулярной филогенетики, щупальцевые животные близки не к вторичноротым, а к трохофорным животным, т.е. кольчатым червям, моллюскам, немертинам, плоским червям и др. [10—12]. Систематическая группа, в которую вошли щупальцевые (Lophophorata) и трохофорные (Trochozoa), получила название лофотрохофорных (Lophotrochozoa).

Что касается вторичноротых животных, то молекулярно-биологические данные подтверждают единство этой группы и свидетельствуют о раннем расхождении (дивергенции) первичноротых и вторичноротых животных [9, 12—14]. Поскольку вторичноротые — целомические животные, то дивергенция двух главных стволов билатерально-симметричных животных произошла на уровне организмов с вторичной полостью тела. Это, в частности, означает, что и общий предок билатерально-симметричных животных имел вторичную полость тела, а не был паренхиматозным организмом (как пло-

ские черви), как предполагалось в классической концепции.

Новая система, разработанная на основе достижений молекулярной филогенетики, включает четыре крупных группы животного царства, каждая из которых объединяет несколько типов: вторичноротые (Deuterostomia), экдизозойные (Ecdysozoa), щупальцевые (Lophophorata) и трохофорные (Trochozoa).

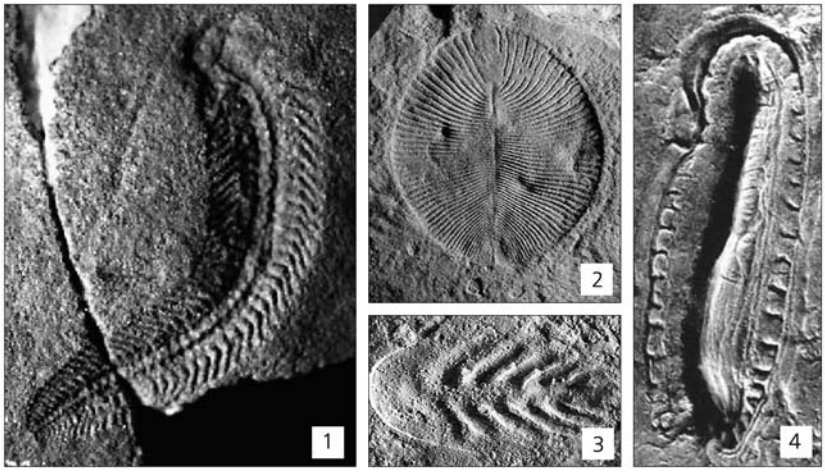


Рис.2. Отпечатки вендских билатерально-симметричных организмов [17]. 1 — спригги на, 2 — дикинсония, 3 — вендия, 4 — кимберелла.

Происхождение билатерий

Важнейшая задача современной зоологии — создание синтетической (объединяющей классические и новые представления) системы животного царства, которая должна отражать филогенетические отношения между таксонами. Для ее построения необходимо попытаться представить, хотя бы в общих чертах, происхождение и основные пути эволюции билатерально-симметричных животных.

Современный уровень знаний позволяет предложить, что билатерально-симметричные животные появились в вендский период (650—540 млн лет назад). Изучение отпечатков, оставленных вендскими организмами, показывает, что большинство из них не имели твердого минерального скелета (это резко отделяет биоту венда от сообществ последующих периодов фанерозоя), были подвижными ползающими по дну и, что особенно интересно, метамерными формами — такими как кольчатые черви, членистоногие или низшие хордовые* (рис.2) [15—18]. Сочетание подходов классической зоологии, палеонтологии и молекулярной биологии развития позволяет представить происхождение Bilateria следующим образом**.

Предками билатерий были кишечнополостные, передвигавшиеся по грунту на ротовой поверхности, которая стала выполнять функции брюшной стороны тела (рис.3). Активное движение стимулировало развитие билатеральной симметрии во внешнем и внутреннем строении. Геохимическая обстановка вендского периода препятствовала образованию минеральных скелетных структур (именно поэтому найдены отпечатки только мягкого тела вендских организмов). У кишечнополостных, как известно, кишечная полость разделена на центральную часть и периферические карманы, связанные друг с другом. У предков билатерально-симметричных животных периферические карманы полностью отделились и преврати-

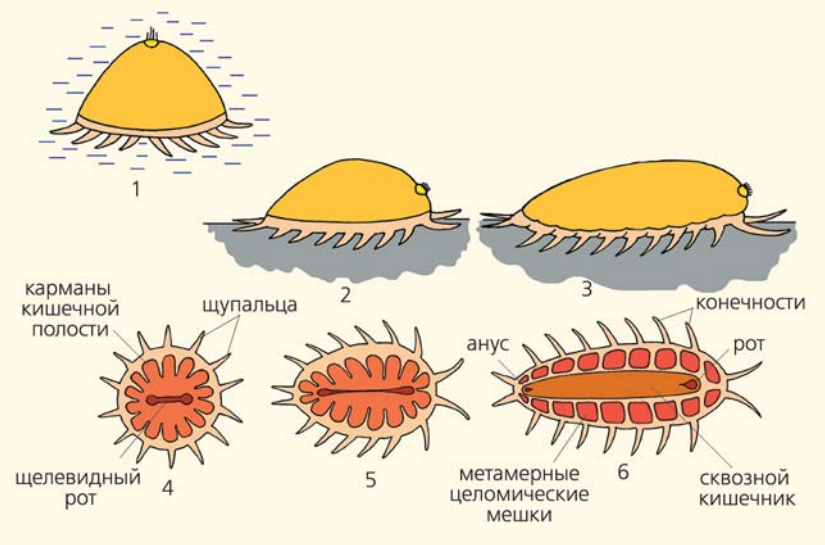


Рис.3. Наиболее вероятный путь происхождения трехслойных билатерально-симметричных животных. 1 — пелагический радиально-симметричный предок (вид сбоку), 2, 3 — формирование билатеральной симметрии у подвижного донного предка (вид сбоку), 4 — радиально-симметричный предок (вид со стороны рта), 5, 6 — формирование сквозного кишечника и метамерного целома (вид со стороны рта).

* Подробнее см.: *Федонкин М.А.* Второе рождение кимбереллы // Природа. 1998. №1. С.3—10.

** Подробнее см.: *Малахов В.В.* Новый взгляд на происхождение билатерий // Природа. 2004. №6. С.31—39.

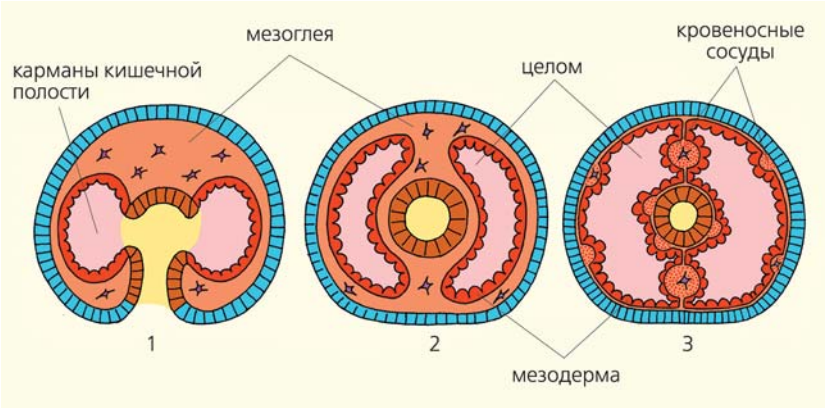


Рис.4. Происхождение вторичной полости тела (целома) и кровеносной системы. 1 — срез кишечнополостного предка, 2 — формирование целомических мешков из обособившихся карманов кишечника, 3 — формирование кровеносной системы из прослоек соединительной ткани (мезоглеи).

лись в метамерные целомические мешки, которые эффективно выполняли функции жидкого скелета (рис.4). В эмбриональном развитии примитивных билатерий целом так и формируется — за счет обособления карманов кишечника. Этот способ эмбриологи называют энтероцельным. Щелевидный рот кишечнополостного предка замкнулся посредине и дал начало сквозному кишечнику со ртом и анусом (см. рис.3). Периферические щупальца, окаймлявшие ротовую поверхность кишечнополостного предка, стали локомоторными конечностями, а околоротовые щупальца превратились в ресничные щупальца, использовавшиеся для сбора пищи.

У предков билатерий к началу кембрийского периода уже был сквозной кишечник, сегментированный целом и метамерные конечности. Кроме того, они имели очень простую половую систему, наружное оплодотворение (как многие современные морские организмы) и обладали примитивным недетерминированным дроблением радиального типа. Предполагаемая сложность организации общего предка билатерально-симметричных животных объясняет феномен «кембрийского взрыва» — быстрое появление в этом периоде разнообразных и сложно устроенных организмов (членистоногих, кольчатых червей, моллюсков, иглокожих и др.). Уже тогда, 545—488 млн лет назад, началось расхождение основных эволюционных ветвей билатерально-симметричных животных.

Основные филогенетические линии билатерий

Вторичноротые (Deuterostomia) рано ответвились от общего корня билатерально-симметричных животных, сохранив примитивное радиальное и недетерминированное дробление яйца. Эволюция вторичноротых — большая и интересная тема, но поскольку единство этой группы не было затронуто «революционными событиями» в зоологии последних лет, то не будем останавливаться на этом подробно. Отметим только, что первичная метамерия все же сохранилась у низших хордовых и их потомков — позвоночных животных. На ранних этапах эволюции хордовых произошло важное событие — они перевернулись и стали использовать спинную сторону как брюшную*. В результате основные системы органов хордовых занимают инвертированное положение по отношению ко всем остальным билатерально-симметричным животным. Иглокожие стали сидячими организмами, утратили метамерию и приобрели вторичную радиальную симметрию.

Линяющие (Ecdysozoa) — рано обособившийся ствол первичноротых животных. Становление этой большой группы связано с ранним выходом из открытого моря на приливно-отливную полосу. Экологические предпосылки такого выхода понятны: в море было много хищников, а на приливно-отливной полосе было достаточно пищи (водорослевые маты и, конечно, — остатки животных и растений, выброшенных морем) и первоначально не было врагов. Разумеется, выход из моря не мог состояться раньше, чем появился озоновый экран, но как раз в кембрийском периоде концентрация кислорода в земной атмосфере повысилась до нескольких процентов [19]. Это позволило сформироваться озоновому экрану, который уменьшал интенсивность ультрафиолетового излучения у поверхности Земли.

Следует учесть, что в кембрийском периоде на суше еще не было растительного покрова, задерживающего влагу, а значит, не было и постоянно текущих рек (как в наше время). Выпавшие осадки бурными потоками устремлялись в море по руслам, напоминавшим «вади» современных пустынь, что вызывало сильнейшую эрозию материковых пород. Обломочный материал, выносимый на морские побережья, формировал обширные отмели, протяженность которых в кембрийском периоде была значительно больше, чем в последующие эпохи [20]. На этих отмелях и началась эволюция линяющих животных.

Обитание на границе воды и воздуха потребовало развития

* Подробнее см.: *Малахов В.В.* Новый взгляд на происхождение хордовых // Природа. 1981. №5. С. 12—19.

плотной покровной кутикулы (особенно на спинной стороне), которая надежно защищала бы от высыхания и солнечного излучения. Трилобиты и другие кембрийские членистоногие, как правило, были сплющены в дорсо-вентральном направлении и имели плотные, хорошо сохраняющиеся в ископаемом состоянии кутикулярные покровы (панцирь, карапакс и т.п.) спинной стороны (рис.5). Брюшная сторона была прижата к влажному грунту, поэтому ее покровы были тоньше. Конечности и жаберные придатки были защищены от высыхания боковыми выростами спинного панциря — плеврами (рис.6).

Кутикулярные покровы широко распространены в животном царстве, но кутикула кутикуле рознь. У кольчатых червей, моллюсков, иглокожих и других водных обитателей тело тоже часто одето кутикулой, иногда (как у кольчатых червей) довольно толстой. Однако у них она представлена системой слоев перекрещивающихся коллагеновых волокон, которые пронизаны микроворсинками эпидермальных клеток (рис.7). Такая кутикула не может сбрасываться в процессе линьки, ведь в этом случае впаянные в нее микроворсинки оторвутся, и клетки покровного эпидермиса разрушатся. Организм растет, кутикула утолщается, но так как

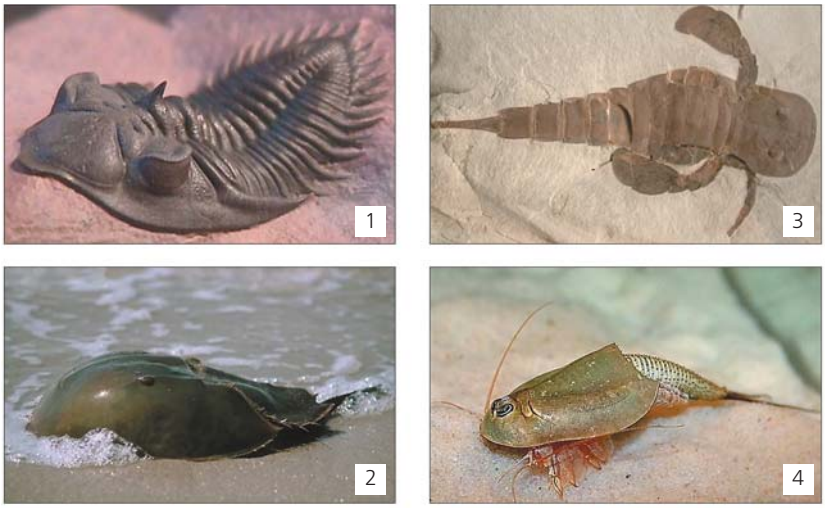


Рис.5. Примитивные членистоногие. 1 — трилобит *Huntonia*, 2 — мечехвост *Limulus* на приливно-отливной полосе, 3 — отпечаток ракоскорпиона *Eurypterus*, 4 — щитень *Triops*.

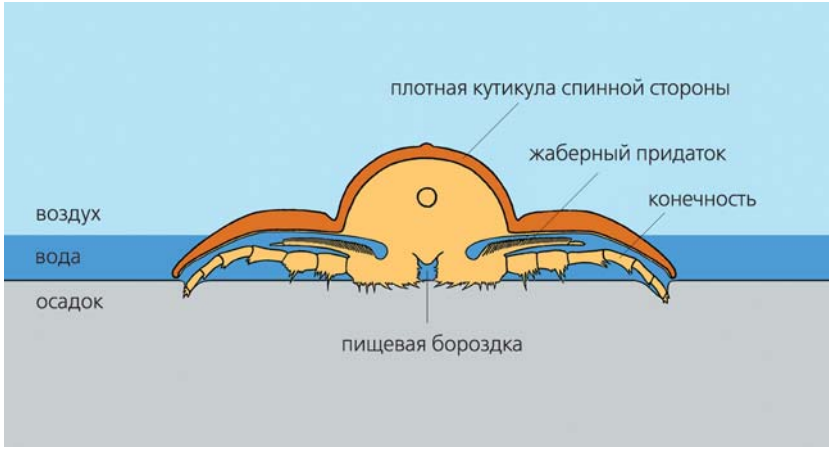


Рис.6. Поперечный срез трилобита. Его организация наилучшим образом приспособлена к обитанию в трех средах.

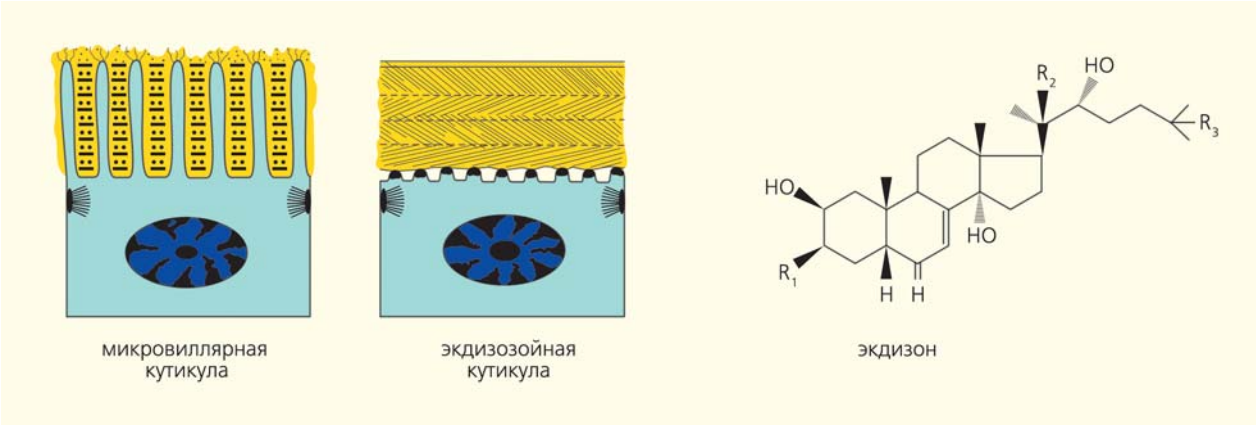


Рис.7. Схема строения микровиллярной и экдизозойной кутикулы и формула гормона — экдизона.

она эластична (состоит преимущественно из белка, хитина в ней нет), то способна растягиваться в соответствии с размерами животного.

У линяющих животных совсем другая кутикула — состоит из белково-хитинового комплекса, снаружи одета гидрофобным липидным слоем, который делает ее малопроницаемой для воды и растворенных веществ. У Ecdysozoa, в отличие от кольчатых червей или иглокожих, микроворсинки не проникают в кутикулу, поэтому она может периодически сбрасываться без вреда для организма. Линяющие животные очень не похожи друг на друга, но линька у всех контролируется одними и теми же гормонами — экдизонами, имеющими очень близкую химическую структуру. Вдумайтесь, какой это удивительный факт, — одни и те же гормоны вызывают линьку и у аскариды, и у таракана! Вряд ли такое явление можно считать случайным.

Обитание в неводной среде делает бесполезными реснички в покровном эпителии как средство и локомоции (которое активно используют мелкие водные животные), и сбора пищи. Кроме того, сбрасываемая при линьке кутикула неизбежно отрывала бы не только микроворсинки, но и реснички. Вот почему ни у кого из линяющих животных нет ни ресничного эпителия в покровах, ни ресничных щупалец, которые широко используются для сбора мелких пищевых частиц водными беспозвоночными.

Жесткая кутикула Ecdysozoa не только защищает тело, но и служит наружным скелетом для прикрепления мускулатуры. Приобретение такого скелета делает ненужной опорную функцию вторичной полости тела — ту главную функцию, ради которой метамерные целомические мешки обособились от первичной кишечной полости. Вот почему у линяющих животных происходит разрушение закладывающихся в эмбриогенезе целомических мешков, их стенки дают начало мускулатуре, а полость тела представляет собой заполненные жидкостью промежутки между органами. Полость тела Ecdysozoa — это первичная полость (гемоцель), гомологичная полости кровеносных сосудов у целомических животных. У целомических животных (вторичноротых, лофофорных и трохофорных) все органы находятся в обширной вторичной полости тела — целоме, а гемоцель — это узкие полости внутри кровеносных сосудов (рис.8). У линяющих животных все «вывернуто наизнанку»: обширная полость тела — это гемоцель, их органы как бы «плавают» внутри собственной крови (гемолимфы), а целом — это небольшие полости, сохраняющиеся в выделительных органах и гонадах. Как отличить целом от гемоцеля? Да очень просто: целом всегда выстлан мезодермальными клетками, а гемоцель — неклеточной базальной пластинкой. У целомических организмов такие пластинки ограничивают узкие полости кровеносных сосудов, а у линяющих животных — обширную полость тела. Этот простой отличительный признак долгое время ускользал от внимания зоологов.

Примитивные представители Ecdysozoa в полной мере сохраняют метамерию и конечности — гомологи внешнего круга щупалец кишечнополостных предков билатерий. Однако конечности эффективны только при обитании на поверхности субстрата. Все Ecdysozoa, живущие в толще грунта на дне водоемов или почвенные организмы, лишены конечностей. Они редуцируются при переходе к роющему образу жизни в толще субстрата. Это явление, к слову, хорошо известно в эволюции и позвоночных. Достаточно вспомнить о такой группе, как червяги (Gymnophiona, или Apoda) — земноводных, перешедших к роющему образу жизни в почве и лесной подстилке. В отличие от других земноводных (лягушек и саламандр), они полностью утратили конечности и по внешнему виду неотличимы от крупных дождевых червей.

Таким образом, отвечая на вопрос: «Членистоногие произошли от круглых червей или наоборот?», — можно предпочесть второй вариант. И головохоботные, и круглые черви — это потомки организмов, изначально обитавших на поверхности субстрата и имевших метамерные конечности. Разумеется,

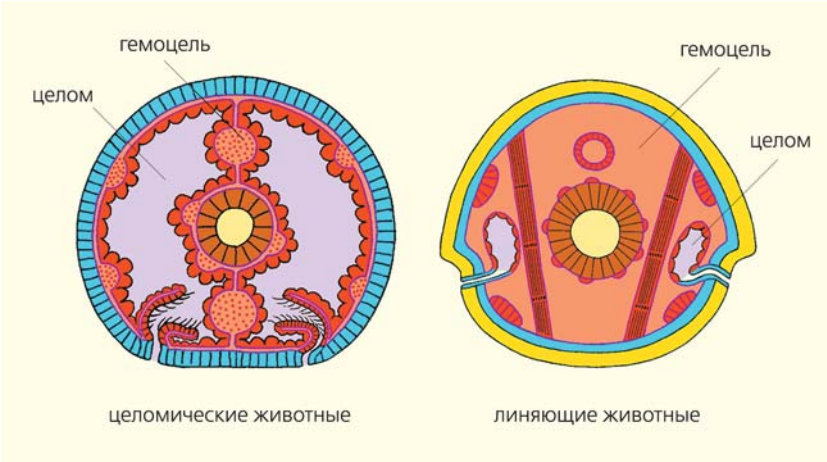


Рис.8. Схема строения целомических и линяющих животных. На поперечном срезе видно, что у первых целом занимает обширную полость тела, а гемоцель — полость внутри кровеносных сосудов, у вторых полость тела — это гемоцель, а целом сохраняется только в выделительных органах и гонадах.

предки головохоботных и нематод не были настоящими членистоногими. Скорее они напоминали лобопод — червеобразных кембрийских животных с многочисленными нечленистыми конечностями — лобоподиями (рис.9). Червеобразное тело с мягкой (хотя и хитиновой) кутикулой позволяло им жить в скоплениях гниющих водорослей и матах, образованных живыми водорослями на мелководьях. По внешнему виду древние лобоподы напоминали современных онихофор — наземных червеобразных Ecdysozoa, обитающих в подстилке лесов тропического и субтропического поясов, преимущественно в Южном полушарии.

Из кембрия известна загадочная группа палеосколецид — червеобразных организмов, которые вели роющий образ жизни (см. рис.9). По рельефу кутикулы они близки к кембрийским лобоподам и современным онихофорам. Однако конечностей у палеосколецид нет, а по общему облику они напоминают головохоботных червей, которые были очень многочисленны в кембрии и дожили до наших дней (среди них — приапулиды, лорициферы и киноринхи, а возможно, и волосатики*). По-видимому, палеосколециды — переходная группа, занимающая промежуточное положение между лобоподами и головохоботными червями.

Свободноживущие нематоды — микроскопические организмы, обитающие в капиллярных пространствах между частицами грунта, произошли, скорее всего, в результате педоморфоза. Этим термином биологи обозначают размножение животных на стадии личинки, т.е. не достигших размеров и строения, характерных для взрослых форм. Таким образом дается начало новым группам организмов. (Паразитические виды этой группы вторично достигли крупных размеров).

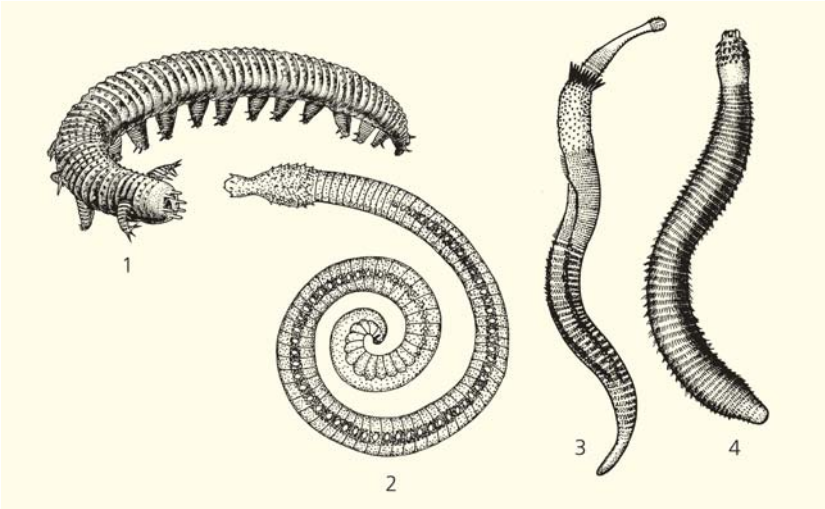


Рис.9. Кембрийские червеобразные экдизозои. 1 — представитель лобопод *Aysheaia*, 2 — представитель палеосколецид *Cricocosmia*, 3, 4 — представители головохоботных червей (3 — *Louisella*, 4 — *Ancalagon*).

Педоморфоз — это магистральный путь миниатюризации, позволяющий многоклеточным животным приблизиться по размерам к крупным простейшим и освоить ранее недоступные для них биотопы. Но для исследователей, изучающих филогенез животного царства, группы, возникшие путем педоморфоза, представляют наибольшую трудность. Представьте себе, что безногие червеобразные личинки мух стали размножаться в личиночном состоянии, не превращаясь во взрослых крылатых особей. Разве смогли бы мы догадаться, что эти безногие черви имеют какое-то отношение к крылатым шестиногим существам с большими, переливающимися всеми цветами радуги глазами?

Вот и с нематодами те же проблемы. Как выглядели их предки? Даже молекулярная биология не может ответить на этот вопрос, ведь потеря органов сопровождается исчезновением генов, ответственных за их формирование. Мы можем только предполагать, что нематоды — потомки ставших половозрелыми личинок каких-то древних линяющих животных (рис.10).

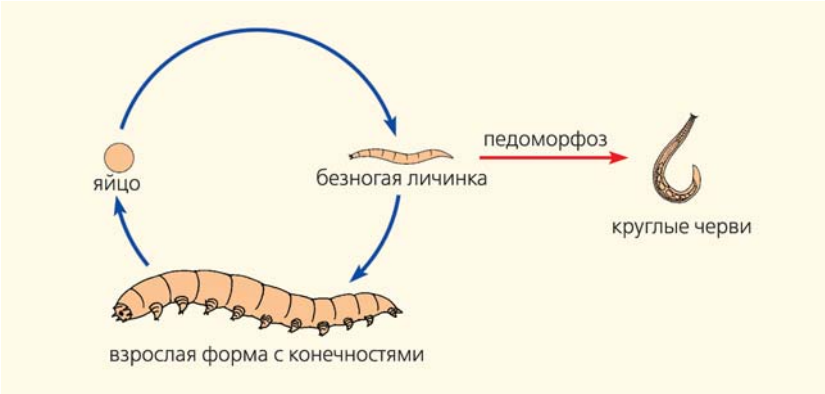


Рис.10. Вероятный путь происхождения круглых червей от безногих личинок древних экдизозойных животных.

* Подробнее см.: *Малахов В.В., Адрианов А.В.* Цефалоринхи — новый тип животного царства // Природа. 1997. №3. С.3—17.

Исчезновение локомоторных ресничек в покровах означает и важнейшие преобразования в характере размножения. Ни у кого из Ecdysozoa нет ресничных личинок. То, что мы называем личинками линяющих животных (науплиусы ракообразных или личинки насекомых), — это вторичные личинки. Они одеты кутикулой и для передвижения используют не реснички, а конечности. Эмбриогенез Ecdysozoa сильно видоизменен, и в нем напрасно было бы искать следы спирального дробления, ведь эти животные отделились от общего ствола первичноротых раньше, чем появилось спиральное дробление.

Настоящее наружное оплодотворение характерно только для реликтовой и наиболее примитивной группы современных членистоногих — мечехвостов (Xiphosura). По строению сперматозоидов они сходны с трохофорными животными и вторичноротыми, имеющими наружное оплодотворение. Интересно, что хотя мечехвосты обитают в море, для размножения они выходят на приливно-отливную полосу — свою древнюю родину (см. рис.5). Поневоле вспоминаются морские черепахи, которые для размножения возвращаются на сушу, или земноводные, которые, наоборот, уходят метать икру в воду!

Сформировавшись в приливно-отливной полосе кембрийских морей, Ecdysozoa оказались преадаптированными к заселению наземных местообитаний и континентальных водоемов. Не случайно членистоногие и нематоды — настоящие завоеватели суши среди беспозвоночных животных. Путь к заселению суши во многих случаях шел, вероятно, через континентальные водоемы, где максимального разнообразия достигли эвриптериды, или ракоскорпионы (см. рис.5). Эти крупные (от 10 см до 2.5 м) хелицеровые могли на некоторое время выползать на сушу. Эвриптериды были ближайшими предками скорпионов и других наземных паукообразных.

В континентальных водоемах началась эволюция общих предков ракообразных и неполноусых. Их потомки поделили две главные среды обитания на нашей планете. На суше господствуют многоножки и насекомые, а ракообразные вернулись в море, «не пустив» туда насекомых. Море, по большому счету, осталось недоступным для вездесущих насекомых (морские водомерки не в счет), потому что ракообразные заняли в нем все возможные для членистоногих экологические ниши. Однако несмотря на большое разнообразие ракообразных, самые примитивные представители этого класса (так называемые листоногие ракообразные) обитают все же в континентальных временных водоемах.

В наших широтах в весенних лужах можно встретить щитня (*Triops cancriformis*) — небольшого (2—4 см) рачка, который даже в глазах неспециалиста выглядит каким-то древним животным (см. рис.5). По внешнему облику щитень напоминает маленького мечехвоста (хотя совсем ему не родствен). И, как ни странно, это первое впечатление не обманывает: щитни — настоящие живые ископаемые. Невозможно найти какие-либо морфологические отличия между современным видом *T. cancriformis* и отпечатками щитней палеозойского возраста. Похоже, что этот вид совершенно не изменился за сотни миллионов лет, при этом стал космополитом: обычен и в Подмосковье, и в тундровой зоне Евразии, и в Сахаре, и в Аравийской пустыне. В тундре он живет в летних прогреваемых озерцах на поверхности водонепроницаемого слоя вечной мерзлоты, а в Аравийской пустыне — во временных водоемах, образующихся на короткое время вдоль сухих русел (вади), по которым стекают потоки воды после редкого, случающегося раз в несколько лет ливня. Эти водоемы имеют много общего с теми временными водоемами, которые возникали в руслах потоков на кембрийских материках.

Щупальцевые (Lophophorata) — примитивная группа ствола лофотрохофорных (Lophotrochozoa), включающего помимо щупальцевых еще и трохофорных. Предки этих животных также исходно были сегментированными организмами и имели метамерные придатки — небольшие нечленистые боковые выросты тела. Такие придатки называют не конечностями, а параподиями (от греч. παρα — около и ποδι — нога), которые, тем не менее, служат эффективными органами локомоции, потому что снабжены пучками щетинок, цепляющихся за неровности субстрата. Щетинки — эволюционная новация и важнейший, не встречающийся за пределами этой группы морфологический признак (синапоморфия). Строение, состав и механизм образования щетинок у всех лофотрохофорных животных одинаковы. Жесткий хитиново-белковый стержень щетинки формируется всего одной крупной клеткой (хетобластом)

Рис.11. Схема строения щетинки лофофорных и трохофорных.

(рис.11). Через мембрану ее длинных микроворсинок выделяется образующее щетинку вещество. Внутри щетинки на всю жизнь сохраняются продольные каналы — следы микроворсинок клетки.

После разделения лофотрохофорных на две эволюционные ветви (щупальцевых и трохофорных) исходный тип эмбрионального развития (недетерминированное радиальное дробление яйца, как у вторичноротых животных, и энтероцельный способ закладки целома) сохранился только у щупальцевых. На самом деле этот тип эмбриогенеза — древняя черта всех билатерально-симметричных животных; только одни из них ее сохранили, а другие — нет.

Щупальцевые животные испытали значительные преобразования планов строения, которые отразились в их личиночном развитии. Три современных типа этой группы животных — плеченогие (Brachiopoda), форониды (Phoronida) и мшанки (Bryozoa) — сильно отличаются и по внешнему виду, и по анатомическому строению (рис.12).

Плеченогие — прикрепленные организмы, по внешнему виду напоминающие двустворчатых моллюсков, правда, створки их раковины расположены по-разному. У моллюсков они охватывают тело с боков, поэтому одна створка у них правая, другая — левая, а у плеченогих створки раковины долгое время называли спинной и брюшной. Действительный план строения Brachiopoda стал понятен только в последние два десятилетия, благодаря исследованиям эмбрионального и личиночного развития примитивных представителей этой группы — краниид [21]. Как оказалось, их личинки имеют три пары пучков щетинок и напоминают личинок кольчатых червей. В процессе метаморфоза личинка сворачивается на брюшную сторону и на бывшей спинной стороне появляются две створки (рис.13). Таким образом, на самом деле обе створки раковины плеченогих спинные, одна из них (появляющаяся первой) — передняя, другая — задняя.

Как мог возникнуть такой план строения? Можно предположить, что предок Brachiopoda имел две защитных пластинки на спинной стороне — переднюю и заднюю. При нападении хищника такой организм сворачивался, подставляя врагу защищенную спинную сторону (рис.14). Так поступали трилобиты, а сейчас так делают примитивные моллюски — хитоны, сухопутные ракообразные — мокрицы, да и обычные ежи. Эта защитная повадка, закрепившись, и стала основой для выработки своеобразного плана строения плеченогих — олигомерных животных, в туловище которых сохраняется только три целомических сегмента (в дополнение к этому — целомическая полость лофофора).

Личинки форонид (актинотрохи) способны долгое время плавать в толще воды. При метаморфозе у них образуется длинный брюшной вырост, куда втягивается кишечник и другие

Рис.12. Щупальцевые животные. Сверху вниз — плеченогое *Hemithyris*, форонида *Phoronis*, мшанка *Cristatella*.

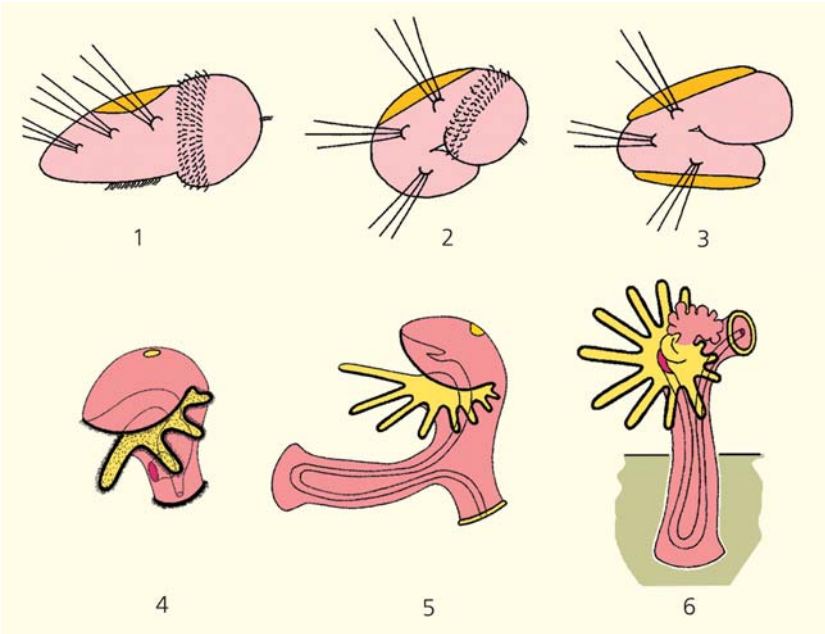


Рис.13. Метаморфоз личинки плеченогого *Crania* (1—3) и форониды *Phoronopsis* (4—6).

Рис.14. Происхождение плана строения плеченогих (слева) и форонид.

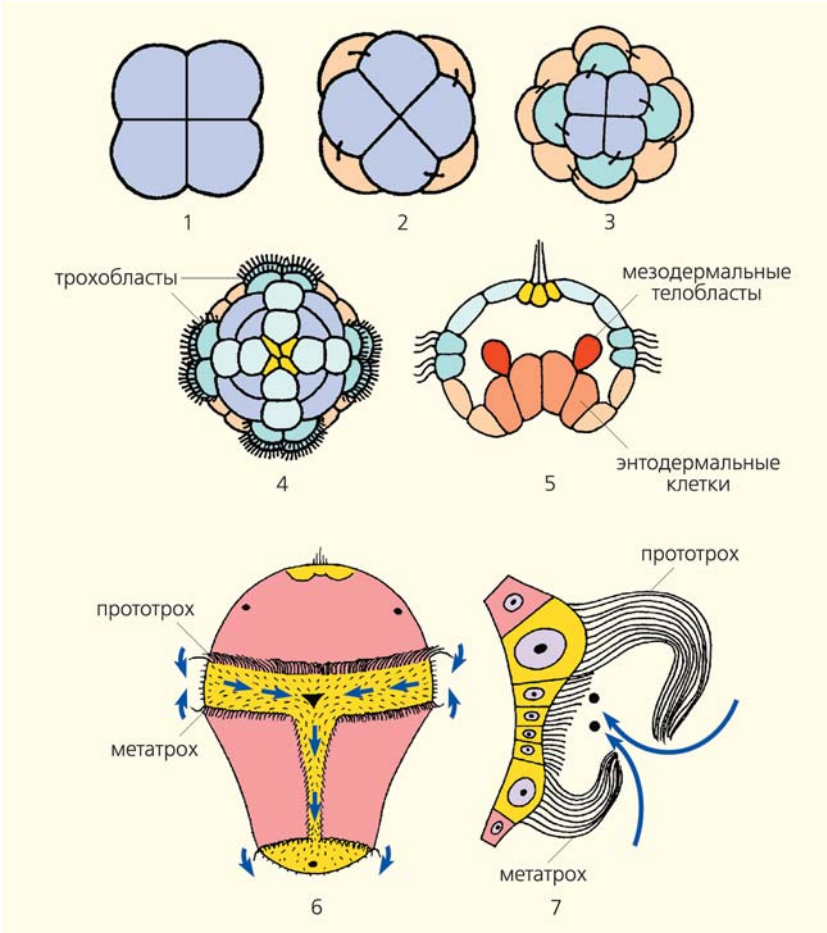


Рис.15. Ранние стадии развития трохофорных животных. 1 — 4 бластомера, 2 — 8 бластомеров, 3 — 16 бластомеров, 4 — плавающая в толще воды ранняя личинка (бластула), состоящая из 68 клеток, 5 — закладка целомической мезодермы (на срезе личинки), 6 — расположение венчиков трохофоры (вид с брюшной стороны), 7 — увеличенное изображение прототроха и метатроха. Стрелками показано направление биения ресничек.

внутренние органы. Этот вырост актинотрохи прячут (закапывают) в грунт. У взрослых форонид первичная передне-задняя ось очень короткая, большую же часть тела животного составляет гигантский брюшной вырост. По-видимому, такой метаморфоз отражает другую древнюю повадку: при нападении хищника предки форонид закапывались в грунт, используя мускулистый вырост брюшной стороны (см. рис.14). Взрослые современные форониды сохранили в туловище только два целомических сегмента (в дополнение к щупальцевому и предротовому целомам).

Мшанки — наиболее богатая видами группа щупальцевых — по плану строения близки к форонидам. Успех этой группы связан с переходом к колониальному образу жизни, что повлекло за собой уменьшение размеров и упрощение строения отдельных особей (см. рис.12).

Все щупальцевые — это фильтраторы. Для них характерно развитие сложного реснитчного щупальцевого аппарата — лофофора, с помощью которого собирают взвесь (в том числе и мелких планктонных организмов) из толщи воды. По происхождению околоротовые ресничные щупальца Lophophorata (так же, как во всех других груп-

пах) гомологичны передней части внутреннего круга щупалец кишечнополостного предка билатерально-симметричных животных.

Трохофорные (Trochozoa) имеют специализированный тип эмбриогенеза, который включает спиральное дробление и закладку целомической мезодермы всего от двух клеток — телобластов. При спиральном дроблении клетки раннего зародыша (бластомеры) закономерно смещаются друг относительно друга по или против часовой стрелки, в результате чего бластомеры образуют правильную мозаику (рис.15). У морских трохофорных животных эмбрион покидает зародыш на очень ранней стадии — 64–68 клеток. Он плавает в толще воды благодаря ранней дифференцировке четырех групп ресничных клеток — трохобластов (см. рис.15).

Спиральное дробление жестко детерминированное и малоклеточное. Поразительно, но в пределах всех трохофорных животных расположение каждого бластомера и то, что из него развивается (проспективные потенции), одинаковы. Сравните взрослую улитку и плоского червя — они совсем не похожи друг на друга, но их эмбрионы на стадиях дробления выглядят одинаково, и одни и те же клетки раннего эмбриона дают сходные системы органов в обеих группах. Вот почему второе научное название трохофорных животных — спиральные (Spiralia) — не менее распространено, чем первое. В дроблении всех спиральных животных на стадии 64 клеток обособляется бластомер «4d». Он делится на две клетки (мезобласты, или мезодермальные телобласты), от которых происходит вся целомическая мезодерма личинки (см. рис.15). Вот во что превратились у трохофорных животных карманы первичного кишечника, которые дали начало целому у предков билатерально-симметричных животных.

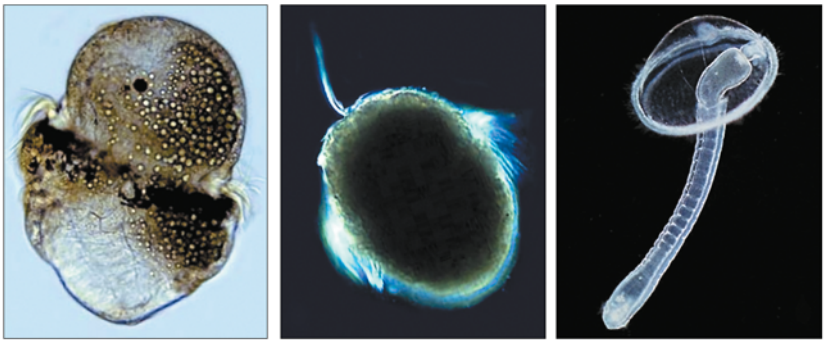


Рис.16. Личинки разных трохофорных животных (слева направо): многощетинкового червя *Phyllodoce,* примитивного моллюска — хитона и примитивной аннелиды *Polygordius* в начале метаморфоза.

Личинки трохофорных животных (трохофоры) разнообразны по внешнему виду (рис.16). Тем не менее план строения ресничных венчиков, которые происходят от ресничных щупалец кишечнополостного предка билатерально-симметричных животных, одинаков у личинок самого разного облика. Ресничные венчики используются и для движения, и для питания. Два главных венчика (прототрох и метатрох) бьют навстречу друг другу (см. рис.15). Таким образом, они захватывают взвешенные в воде микроскопические одноклеточные водоросли — основную пищу трохофор.

Сегментация и метамерные параподии — это первичное состояние для трохофорных животных, которое сохранилось у морских многощетинковых червей — полихет (рис.17). Правда, при переходе к роющему образу жизни параподии превращаются в простые пучки щетинок, а иногда и совсем ис-

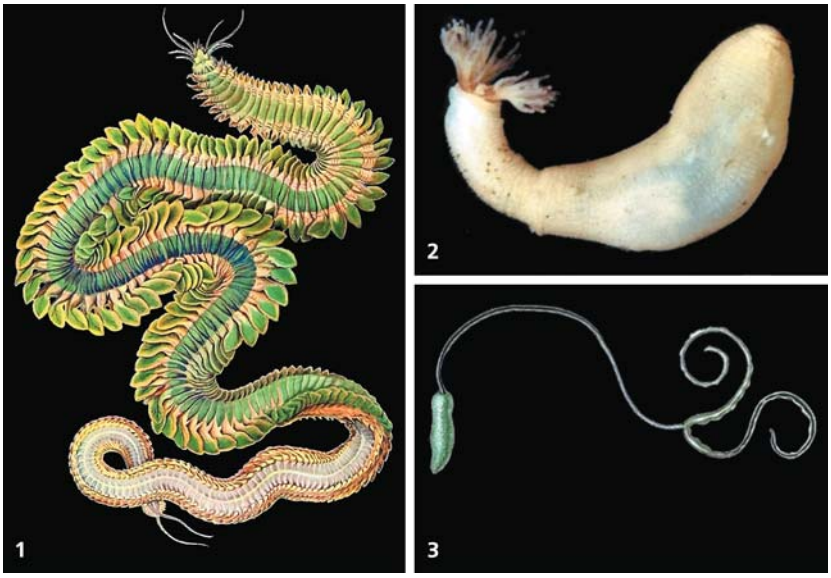


Рис.17. Метамерные и неметамерные трохофорные животные.
1 — многощетинковый червь *Nereis virens,* 2 — сипункулида *Themiste* (щупальца на переднем конце используются для сбора пищи), 3 — зеленая эхиурида *Bonellia* (для сбора пищи используется длинный раздвоенный на конце хоботок).

Рис.18. Педоморфные трохофорные животные. Слева направо — архианнелида *Dinophilus*, гастротриха *Chaetonotus*, представитель микрогнатозой *Limnognathia*, коловратка *Adineta*.

чезают. Метамерные придатки (параподии) редуцируются у роющих представителей трохофорных животных — эхиурид и сипункулид (см. рис.17). Для них характерна перистальтическая локомоция, основанная на перекачивании жидкости внутри полости тела. Это приводит к редукции перегородок между сегментами (это явление известно и для некоторых роющих полихет), поэтому, хотя и у сипункулид, и у эхиурид во взрослом состоянии есть целом, он не разделен на сегменты.

Отдельного внимания заслуживает происхождение мельчайших трохофорных животных — архианнелид, коловраток, гастротрих, микрогнатозой и др. (рис.18). Размеры этих животных во взрослом состоянии составляют десятые доли миллиметра. По особенностям строения эти организмы близки к личинкам других трохофорных животных: у них отсутствует целом, сохраняются личиночные выделительные органы — протонефридии, а движение осуществляется за счет ресничных колец или шнуров. По-видимому, они произошли от личинок каких-то вымерших крупных трохофорных животных, т.е. в результате педоморфоза.

Педоморфоз сыграл важную роль в происхождении турбеллярий (рис.19). Большинство из них — мелкие организмы размером менее 1 мм, поэтому вполне логично предположить, что они стали педоморфными потомками личиночных особей каких-то вымерших крупных трохофорных животных. Детальные исследования показали, что многие признаки турбеллярий, которые ранее рассматривались как примитивные, на самом деле оказались весьма специализированными. Так, ресничный эпителий турбеллярий, как выяснилось, не обладает способностью к воспроизводству — его клетки не могут делиться. Возобновление эпителия турбеллярий происходит за счет миграции особых недифференцированных клеток из соединительной ткани. Паренхима турбеллярий, как оказалось, тоже состоит из специализированных клеток и не может считаться примитивной соединительной тканью. Экскреторные органы турбеллярий (протонефридии) обычно рассматриваются как самый примитивный тип выделительной системы. Протонефридии свойственны личинкам целомических трохофорных животных, и в развитии они предшествуют более совершенным выделительным органам — метанефридиям. Однако у личинок аннелид и моллюсков протонефридии состоят из простых жгутиковых клеток, тогда как у турбеллярий — это очень специализированные многожгутиковые (так называемые «пламенные») клетки. Все это говорит о том, что строение органов и тканей турбеллярий вовсе не примитивно.

В пользу педоморфного происхождения турбеллярий говорит и наличие внутреннего оплодотворения и сложной половой системы. Дело в том, что мелкие организмы не могут производить большое число яиц, поэтому вынуждены переходить к внутреннему оплодотворению, а отсюда — и сложная половая система. Кстати, внутреннее оплодотворение свойственно и представителям всех других групп, о которых уже говорилось как о педоморфных.

Мелкие размеры, достигнутые путем педоморфоза, однако, вовсе не «эволюционное проклятие». Педоморфные организмы вторично могут достичь крупных размеров. Уже упоминались паразитические нематоды (такие, например, как аскарида), которые вторично стали крупными организмами. Коловратки (мельчайшие педоморфные многоклеточные), по современным данным, были предками крупных паразитических организмов — скребней (Acanthocephala). И хотя большинство турбеллярий — мелкие формы, в некоторых группах (среди Polyclada и Triclada) есть крупные формы, достигающие размеров в несколько сантиметров или даже десятков сантиметров. Нескольких метров могут достигать и паразитические плоские черви — цестоды. Разумеется, внутреннее оплодотворение и соответствующие модификации в строении половой системы и развитии у всех таких крупных форм сохраняются (эволюция все же необратима).

Есть еще одна черта организации ресничных червей, кото-

рая требует объяснений, — тот факт, что кишечник турбеллярий не имеет анального отверстия. Все турбеллярии хищники. Они питаются крупной добычей, причем у мелких форм (а таких среди турбеллярий большинство) она сравнима по размерам с самим хищником. Редукция ануса у турбеллярий как раз и была обусловлена тем, что эти исходно мелкие организмы питались очень крупной добычей, которую заглатывали целиком. У мелких турбеллярий жертва занимает весь объем кишечника, медленно переваривается и фагоцитируется клетками кишечника, а непереваренные остатки выбрасываются обратно через рот. При таком типе питания оказалось невозможным использовать разделение кишечника на зоны с различным типом пищеварения, что свойственно организма со сквозным кишечником. Таким образом, отсутствие ануса — это вторичная черта организации плоских червей.

И все же, можно ли считать турбеллярий и других плоских червей потомками целомических организмов, или же их паренхиматозная организация первична? Есть ли какие-либо доказательства в пользу того, что у далеких предков турбеллярий существовал целом? На этот вопрос можно ответить вполне утвердительно. В эмбриональном развитии морских турбеллярий-поликлад формируются два мезодермальных телобласта, но в дальнейшем их потомки входят в состав соединительной ткани. Эти мезобласты образуются из бластомера «4d», как у всех трохофорных животных, только целома не дают. Случайно ли это? Мезобласты в развитии турбеллярий — это последние рудименты целома, свидетельствующие, что плоские черви — потомки целомических предков.

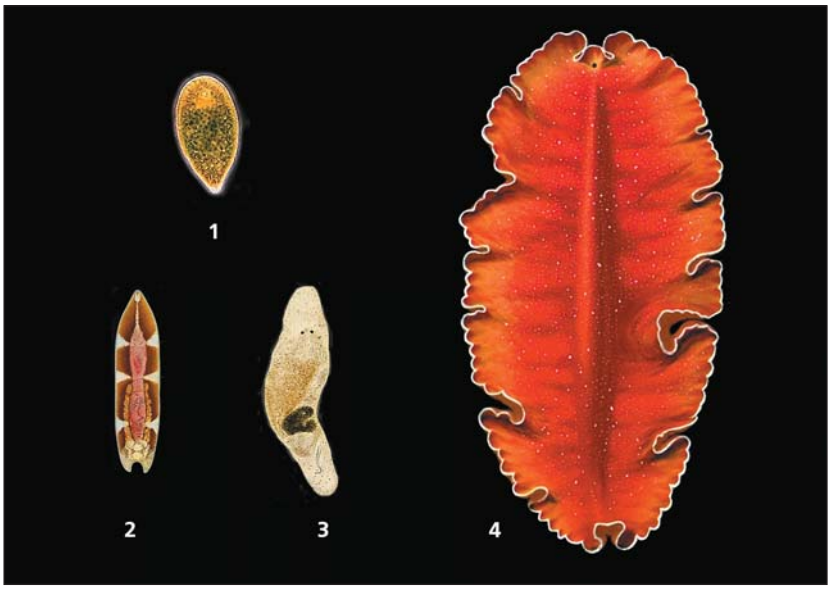


Рис.19. Представители свободноживущих плоских червей — турбеллярий. 1, 2 — бескишечные турбеллярии (1 — *Convoluta*, 2 — *Amphiscolops*), 3 — прямокишечная турбеллярия *Macrostomum*, 4 — ветвистокишечная турбеллярия *Yungia*.

* * *

Из истории научных революций известно, что новые теории, если они истинны, не отвергают старые концепции полностью. Не может быть перечеркнуто то, что в течение многих десятилетий успешно служило науке и практике. Более того, один из признаков истинности новой теории — ее способность включать положения старой.

Новая система билатерально-симметричных животных впитала в себя основные положения классической концепции. Сохраняется представление о двух основных филогенетических ветвях билатерально-симметричных животных — первичноротых и вторичноротых. Находят подтверждение классические взгляды о филогенетическом единстве вторичноротых животных, естественности объединения щупальцевых, глубоком родстве всех спиральных. Новые представления избавляют зоологию от ряда противоречий, которые не удавалось разрешить в рамках старой системы.

Новая система значительно обогащает наши представления о направлениях эволюции животных. Вместо наивного понимания эволюции животного царства только в сторону все большего усложнения организации, которое в явной или неявной форме содержалось в классической системе, новая система предлагает большее разнообразие путей исторического развития животного царства. Крупные большие группы животных возникали и в результате усложнения их строения, и в результате упрощения организации, и педоморфоза, который оказался одним из магистральных путей эволюции.

И в то же время преобразования системы животного царства не закончены. Есть целый ряд проблем, которые новая система не только не решила, а, пожалуй, даже обострила. Раннее расхождение первичноротых и вторичноротых как будто подтверждается данными молекулярной филогении, но ни судьба первичного рта (закрепленная в названии этих групп), ни другие морфологические и эмбриологические признаки не позволяют надежно разделить эти группы. Отнесение щу-

пальцевых животных к первичноротым только ухудшило ситуацию — теперь оказалось, что оба основных ствола билатерий (первичноротые и вторичноротые) могут иметь радиальное дробление и энтероцельный способ закладки целома. Молекулярная филогенетика «сдвинула» морских стрелок (щетинкочелюстных) со старого места среди вторичноротых и пока не нашла для них нового места. Нуждается в морфологическом и эмбриологическом обосновании отнесение к вторичноротым турбеллариеобразных животных — ксенотурбеллид, на чем настаивают молекулярные филогенетики. Не находит достаточных морфологических доказательств и выделение молекулярными биологами бескишечных турбеллярий (Acoela) в качестве базальной группы билатерий.

Список таких проблем можно продолжить, но не стоит забывать, что молекулярная филогенетика — молодая область биологии. Тем не менее, с ее помощью уже научились сравнивать небольшие группы генов и строить на основе этого филогенетические деревья. Конечно, пока неясно, какие преобразования происходят в целом геноме при прогрессивной морфологической эволюции и как он меняется при регрессивной эволюции, что происходит с геномом у педоморфных групп животных. Думаю, не долго ждать того времени, когда будут созданы эффективные методы сравнительного анализа целых геномов. Может быть, они позволят решить некоторые из упомянутых проблем? Или поставят новые? Вероятно, будет и то, и другое.■

Литература

1. *Hyman L.H.* The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. N.Y.,1940.
2. *Иванов А.В.* // Зоол. журн. 1976. Т.55. С.1125—1137.
3. *Догель В.А.* Зоология беспозвоночных. М., 1981.
4. *Giribet G., Carranza S., Baguna J. et al.* // Mol. Biol. Evol. 1996. V.13. P.76—84.
5. *Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S. et al.* // Nature. 1997. V.387. P.489—493.
6. *Rosa R.de, Grenier J.K., Andreeva T. et al.* // Nature. 1999. V.399. P.772—776.
7. *Giribet G., Edgecombe G.D., Wheeler W.C.* // Nature. 2001. V. 413. P.157—161.
8. *Haase A., Stern M., Wachtler K., Bicker G.* // Dev. Genes Evol. 2001. V.211. P.428—433.
9. *Halanych K.M.* // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2004. V.35. P.229—256.
10. *Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A. et al.* // Science. 1995. V.267. P.1641—1643.
11. *Passamaneck Y.J., Halanych K.M.* // Evol. Dev. 2004. V.6. P.275—281.
12. *Passamaneck Y., Halanych K.M.* // Mol. Phyl. Evol. 2006. V.40. P.2—28.
13. *Peterson K.J., Eernisse D.J.* // Evol. Dev. 2001. V.3. P.170—205.
14. *Winchell C.J., Sullivan J., Cameron C.B. et al.* // Mol. Biol. Evol. 2002. V.19. P.762—776.
15. *Dzik J., Ivantsov A.Y.* // Historical Biol. 1999. V.13. P.255—268.
16. *Dzik J., Ivantsov A.Y.* // Neues Jb. Geol. Palaont. (Monatshefte). 2002. H.7. S.385—396.
17. *Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е.* // Доклады РАН. 2002. Т.385. С.328—386.
18. *Fedonkin M.A.* // Ital. J. Zool. 1998. V.68. P.11—17.
19. *Сорохтин О.Г.* Эволюция и прогноз изменений глобального климата Земли. М.; Ижевск, 2006.
20. *Пономаренко А.Г.* Ранние этапы эволюции членистоногих // Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. М., 2008. С.254—278.
21. *Nielsen C.* //Acta Zool. (Stokholm). 1991. V.72. P.7—28.

Эволюционная «гонка вооружений» у немертин

А.В.Чернышев

Алексей Викторович Чернышев, *доктор биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии моря им.А.В.Жирмунского ДВО РАН (Владивосток). Область научных интересов — зоология беспозвоночных, систематика, морфология и филогения немертин.*

Весенний шторм 1864 г. выбросил на берег Шотландии необычное существо, похожее на клубок спутанных нитей. Обнаружил этот шевелящийся комок, уместившийся в небольшой кювете, британский зоолог У.Макинтош, который безошибочно узнал в нем морского червя из группы немертин. Ученому удалось распутать лишь половину тела найденного червя — около 30 ярдов; общая длина, таким образом, должна была превышать 50 м! (Справедливости ради следует сказать, что такой гигант был обнаружен лишь однажды; длина других крупных немертин не превышала 10 м.)

Другой британский натуралист У.Борлас, впервые описавший и изобразивший эту немертину в 1758 г., назвал ее «sea long-worm» (в переводе с англ. — длинный морской червь), а французкий зоолог Ж.Кювье в 1817 г. дал латинское название — *Nemertes borlasii.* Трудно сказать, почему Кювье использовал для столь неприглядного животного имя одной из 50 нереид (дочерей морского бога Нерея и океаниды Дориды) — Немертеи. Возможно, он следовал традициям ученых начала XIX в., которые в честь сестер-нереид назвали несколько родов кольчатых червей (*Spio, Amphitrite, Eunice, Phyllodoce, Dero* и т.д.).

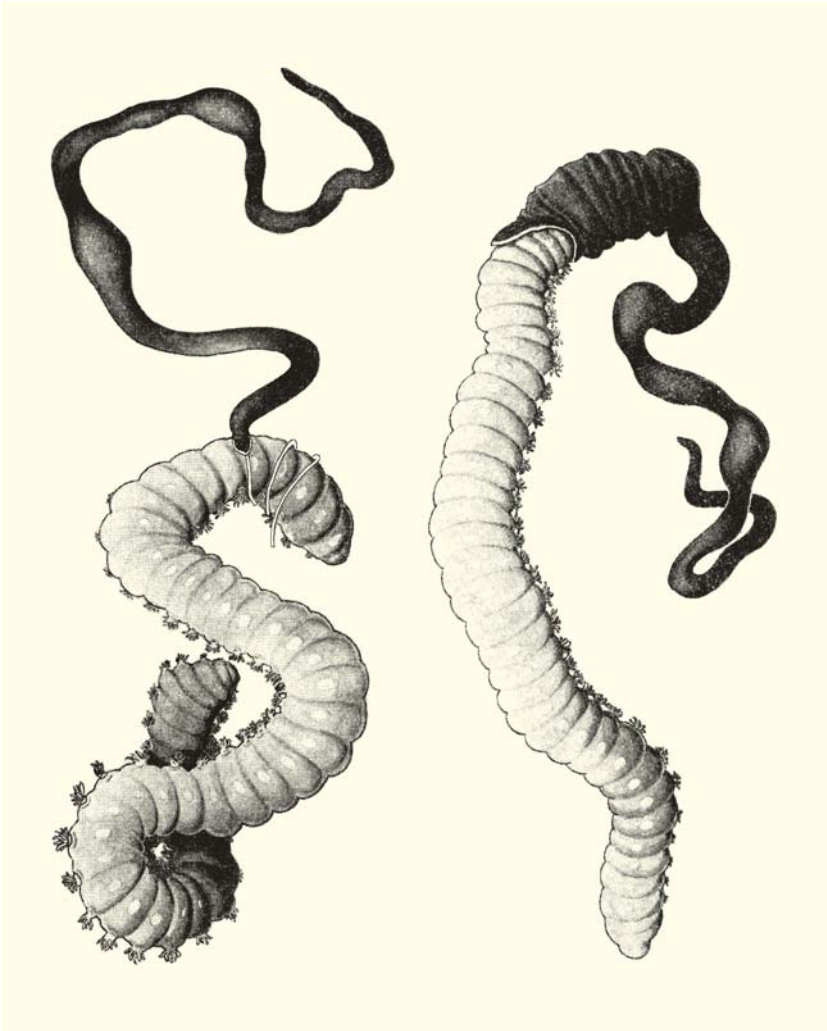
© Чернышев А.В., 2009

Современное название этого, судя по всему, самого длинного из современных животных — *Lineus longissimus* (в переводе с лат. — нить, или веревка, наидлиннейшая). Имя же богини Немертеи теперь увековечено в названии не рода, а целого типа червей — немертин (Nemertea, или Nemertini), в котором насчитывается более 1200 видов, обитающих практически во всех морях от литорали до абиссали, а также 22 пресноводных и 13 наземных (в том числе почвенных) видов. Они весьма разнообразны по размерам (от 0.2 см до 10 и более метров в длину при максимальной ширине 10 мм), окраске (от ярко-желтой, фиолетовой и красной до бесцветной) и образу жизни (большинство — активные хищники, но есть паразиты и комменсалы морских звезд, ракообразных, моллюсков и асцидий; около 100 видов обитает в пелагиали на глубинах свыше 1000 м).

Начиная с XIX в. немертин рассматривали как группу, занимающую промежуточное положение между плоскими и кольчатыми червями, поскольку у них уже имеется анальное отверстие и кровеносная система, но еще нет вторичной полости тела (целома) и сегментации. Известный русский зоолог Н.А.Ливанов писал, что немертины «должны вести свое происхождение от примитивных плоских червей, как в свою очередь от примитивных немертинообразных форм должны были в свое время развиться аннелиды» [1]. Существовала, однако, и противоположная точка зрения, согласно которой не-

мертины — деградировавшие потомки кольчатых червей, у которых уже нет сегментации и целома, но еще сохранились кровеносная система и сквозной кишечник.

Хотя вопрос происхождения немертин до сих пор окончательно не решен, их уже не считают ни предками, ни потомками плоских или кольчатых червей. Результаты молекулярного анализа позволили отнести немертин к большой группе целомических первичноротых животных (Lophotrochozoa) наравне с кольчатыми червями, моллюсками, сипункулидами, мшанками, форонидами и брахиоподами. Выяснилось также, что ни с одним из этих типов немертины не имеют близкого родства и, что любопытно, целом у них все же есть, хотя он и сильно видоизменен. Представлен он кровеносными сосудами, половыми мешками и влагалищем хобота — специальной полостью с мускульной стенкой, внутри которой покоится длинная трубка (хобот). Когда ринхоцель сокращается, хобот выворачивается наружу подобно пальцу резиновой перчатки, обратно он убирается с помощью мускула-втягивателя. Нередко хобот вооружен одной или несколькими иглами, а у некоторых видов он многократно разветвлен.



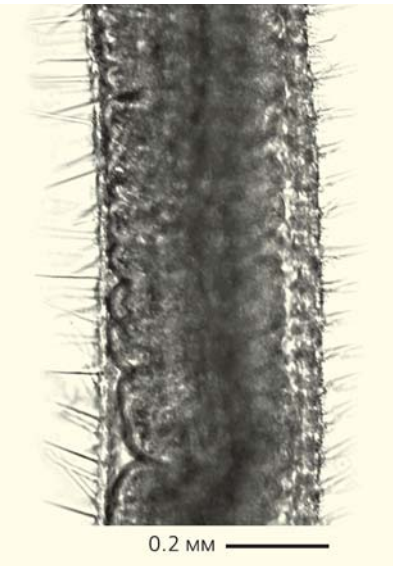
Невооруженная немертина *Lineus ruber*, нападающая на кольчатого червя и заглатывающая его [3].

Выбор тактики

У некоторых немертин длина полностью вывернутого хобота может превышать длину тела самого червя. Назначение столь длинного органа было определено не сразу: одни зоологи полагали, что это своеобразный копулятивный аппарат, другие видели в нем очень длинную глотку, и только в 1848 г. было установлено, что хобот — это орган защиты и нападения, который не связан с пищеварительной системой. Впрочем, у некоторых наземных немертин хобот служит еще и для передвижения.

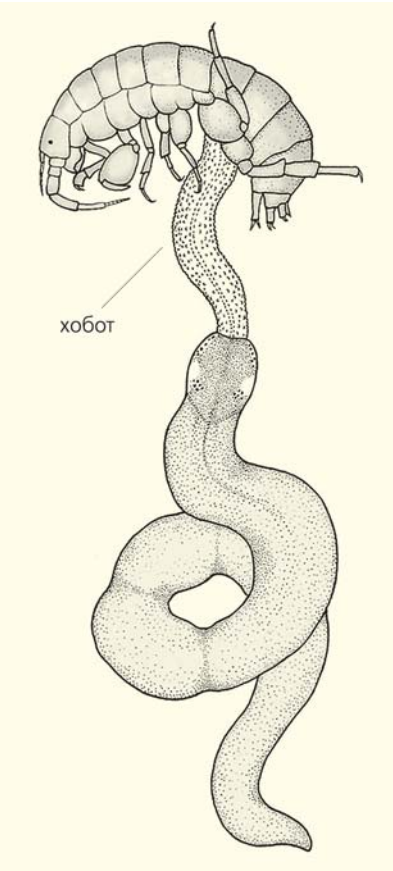
В 1851 г. немецкий зоолог М.Шульце разделил немертин на две группы — вооруженных (Enopla) и невооруженных (Anopla). Вплоть до недавнего времени обе группы рассматривали как два класса, однако данные молекулярного анализа показали, что Anopla — сборная группа, в то время как Enopla происходит от единого предка.

Вооруженные немертины называются так потому, что в среднем отделе их хобота есть микроскопические иглы (стилеты) длиной 0.05—0.15 мм. Когда хобот выворачивается, стилет вонзается в тело жертвы и в образовавшуюся ранку проникает быстродействующий яд. (К слову, в небольших количествах токсины присутствуют и в покровах немертин, поэтому этими червями практически никто не питается.) У невооруженных немертин таких игл нет, яд покрывает всю или бо́льшую часть поверхности хобота. Охотятся они чаще всего на кольчатых червей, при этом вывернутым хоботом захватывают, обвивают жертву и прилипают к ее поверхности. Токсины попадают в тело жертвы через покровы, чему способствуют находящиеся в эпителии хобота особые клетки — псевдокниды. Подобно стрекательным клеткам книдарий, они выбрасывают длинную нить, которая, вероятно, может повреждать покровы жертвы. После того, как



Микрофотография фрагмента вывернутого хобота невооруженной немертины *Procephalothrix* sp. (видны нити псевдокнид).

Здесь и далее фото автора



Вооруженная немертина *Tortus tokmakovae*, напавшая на амфиподу.

жертва обездвижена, немертина заглатывает ее целиком, при этом размеры жертвы могут превышать размеры хищника. По наблюдениям некоторых исследователей, невооруженные немертины могут поедать мертвых и даже живых беспозвоночных, не используя хобота. Так, двухметровая антарктическая немертина *Parborlasia corrugata* без помощи хобота способна заглатывать целиком небольших морских звезд и двустворчатых моллюсков, а метровая атлантическая немертина *Cerebratulus lacteus* — двустворчатых моллюсков *Ensis directus*, ширина которых превосходит диаметр тела самой немертины.

Вооруженные немертины (Hoplonemertinae), питающиеся главным образом мелкими ракообразными (чаще — амфиподами), также могут использовать хобот для удержания жертвы (а некоторые виды — заглатывают ее целиком). Однако тактика охоты вооруженных немертин имеет свою особенность — они прокалывают рачка стилетом, чтобы в образовавшуюся ранку проникли быстродействующие токсины и ферменты, разлагающие мягкие ткани до полужидкого состояния. Немертине остается просунуть в тело жертвы головной конец и высосать ее содержимое, да так, что после трапезы от рачка остается лишь пустая хитиновая оболочка.

В 30-х годах прошлого века из хобота немертин было выделено, как тогда казалось, два токсина — амфипорин (у Enopla) и немертин (у Anopla). В 70—80-х годах было установлено, что на самом деле речь идет о двух разных группах токсинов [2]. У вооруженных немертин это пиридиновые алкалоиды, среди которых особо выделяется изомер никотина — анабазин, который вызывает паралич у полихет и ракообразных. (К слову, изначально анабазин был выделен из растений — ежовника и затем у табака, а среди животных впервые был найден именно у немертин, а впоследствии еще и у некоторых муравьев.) Токсины невооруженных немертин в основном белковой природы, но у некоторых видов выявлены другие вещества, в частности тетродотоксины.

Очевидно, что эффективность и время действия яда особенно важны для мелких червей. Крупные невооруженные немертины с помощью длинного хобота могут удерживать еще более крупную полихету долго — до тех пор, пока она не перестанет двигаться. Длина тела большинства вооруженных немертин не превышает 6 см, хобот и того короче. С его помощью трудно справиться с активно двигающейся жертвой. Вооружение хобота стилетом стало важным эволюционным приобретением, позволившим немертинам перейти на новые пищевые объекты — ракообразных, у которых довольно прочный кутикулярный покров.

Типы вооружения

В различных группах беспозвоночных вооружением называют кутикулярные или минеральные образования (крючки, шипы, зубцы и т.д.) на теле, органах прикрепления, в глотке и половой системе. Однако стилеты немертин — оружие в буквальном смысле этого слова, поскольку наносит раны жертве или врагу и используется только для нападения и обороны. Разнообразие вооружения немертин — это результат своеобразной эволюционной «гонки вооружения», цель которой выработать максимально эффективное орудие для убийства.

Исходное вооружение, по всей видимости, представляло собой множество отдельных мелких иголочек, рассеянных в эпителии хобота. Подобные иголочки описаны у двух видов невооруженных немертин, *Uchidana parasita* и *Hinumanemertes kikushi*. При выворачивании хобота эти иголочки должны втыкаться в тело жертвы, нанося

мелкие раны. Это примитивное вооружение можно сравнить с метательными иглами, которые, согласно преданиям, использовали в средневековой Японии ниндзя. Поражающая способность такого оружия невысока, особенно если противник одет в доспехи.

Более эффективным оказалось вооружение, сосредоточенное на вершине вывернутого хобота — именно оно появилось у вооруженных немертин. Главный разящий элемент — твердые минеральные иглы, именуемые стилетами, которые состоят из органической сердцевины и окружающего ее слоя фосфата кальция. Один или несколько стилетов прикреплены к особому твердому основанию — базису. Базис со стилетами образует центральное вооружение, которое в результате молниеносного удара наносит жертве смертельную рану. Около базиса расположен особый канал, по которому к стилетам подается яд.

По бокам от центрального вооружения в двух или более карманах находятся запасные стилеты. Если центральный стилет по каким-то причинам утрачивается, то один из запасных стилетов переносится на его место. Механизм этого переноса пока неясен, однако он должен быть ювелирно точен: запасной стилет выходит из кармана в полость хобота, а затем его расширенная часть водружается на переднюю выемку базиса. Нередко центральный стилет оказывается частично поврежденным, и тогда он начинает разрушаться, освобождая место для нового. Очень редко случаются сбои в такой замене, и на базисе оказывается не один, а два стилета. У некоторых видов центральный стилет замещается почти после каждой атаки, но обычно он служит значительно дольше.

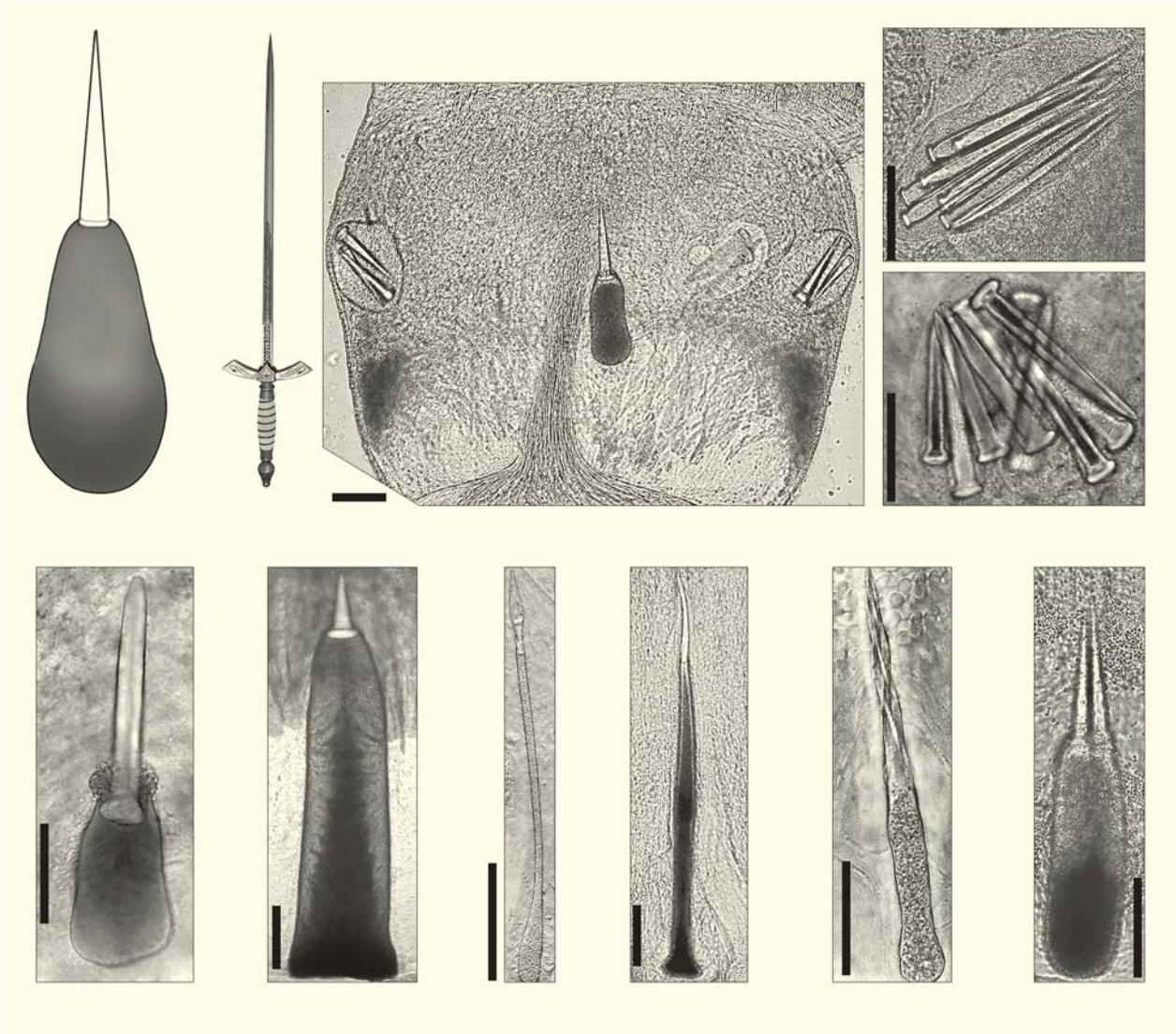
Так в общих чертах выглядит вооружение гоплонемертин. Однако в эту группу входит два отряда немертин (Monostilifera и Polystilifera) с разным типом стилетного аппарата. Моностилиферное вооружение — один длинный центральный стилет с расширенной частью (как шляпка гвоздя), прикрепленный к удлиненному базису, — по действию во многом напоминает настоящие стилеты — клинковое холодное оружие, популярное в эпоху Ренессанса. Эта разновидность кинжала предназначена прежде всего для пробивания доспехов и кольчуги, точно так же, как стилеты немертин — для прокалывания хитиновых покровов ракообразных. Если клинковое оружие состоит из рукояти и клинка, то вооружение немертины — из базиса и иглы. Оба «варианта» стилетов предназначены только для колющих ударов, поэтому лишены лезвия, характерного для режущего холодного оружия (ножей, сабель и т.д.).

Эволюционно ранние варианты моностилиферного вооружения были столь же несовершенны, как и архаичные образцы холодного оружия. Наиболее примитивны в этом плане пелагические немертины из рода *Korotkevitschia* (названного в честь русского немертинолога В.С.Короткевич). У этих очень редких и плохо изученных немертин нет базиса и центрального стилета, но есть карманы с запасными стилетами. Такое вооружение, по всей видимости, действует по типу метательных игл — отдельные стилеты переносятся из карманов в полость хобота и, когда он выворачивается, вонзаются в жертву. Однако эволюция пошла в сторону создания вооружения многоразового использования, имеющего базис, к которому прикрепляется один стилет.

У видов семейства Cratenemertidae (наиболее древнего среди моностилиферных немертин) вооружение страдает некоторым конструктивным несовершенством. Небольшой овальный базис в полтора-два раза короче стилета, а множество (до 50 у некоторых крупных видов) запасных стилетов указывает на то, что центральный стилет часто утрачивается и нуждается в замене. Запасные стилеты в карманах расположены столь хаотично и среди них так много аномалий, что напрашивается аналогия с неопытным охотником, у которого стрелы в колчане находятся в полном беспорядке, а часть из них и вовсе поломана или тупые. Запасные стилеты других моностилиферных немертин упакованы внутри карманов в определенном порядке, все они словно подобраны друг к другу.

Клинковое оружие и моностилиферное вооружение имеют некоторое функциональное сходство, но разные «приоритеты совершенствования». В первом случае нужно наносить смертельные удары или тяжелые увечья, а во втором — достаточно небольших ран, чтобы быстро проник яд. У подавляющего большинства кинжалов клинок несъемный, а его длина превышает длину рукояти в два-три раза. Массивная длинная рукоять может увеличить силу удара, но будет слишком тяжелой и неудобной в обращении. У большинства немертин длина базиса равна длине стилета или превышает ее — иногда в два-три раза и более. Большие конические или цилиндрические базисы длиной до 0.5—1 мм — одна из эволюционных вершин в вооружении немертин. К такому базису может плотно прикрепляться стилет большего диаметра. Какие преимущества у утолщенного стилета? Казалось бы, чем тоньше он, тем лучше проникает в тело жертвы, однако тонкая игла может легко обломаться при повторном использовании.

Еще одна особенность колющего холодного оружия — разнообразие формы клинка; в поперечном сечении он может быть округлым, овальным, плоским, трех- и четырехгранным. Стилеты немертин в поперечном сечении только круглые, но у некоторых видов они могут быть снабжены бороздками или гребнями — спиральными или



Моностилиферное вооружение. Вверху (слева направо): общий вид центрального стилета и базиса (рядом изображен кинжал типа стилета); средний отдел хобота с вооружением; запасные стилеты двух видов. Внизу: разнообразие стилетов и базисов у разных видов немертин. Длина масштабных линеек 0.1 мм.

продольными. Зачем нужны эти структуры? Клинки большинства кинжалов снабжены продольными углублениями (долами) и ребрами, которые существенно повышают их прочность. Не исключено, что бороздки и ребра также укрепляют стилет немертин. Но вполне возможно, что благодаря бороздам на стилете яд быстрее проникает в тело жертвы. Спиральная структура вообще представляет уникальный случай в вооружении, поскольку нет ни одного колющего оружия с подобными ребрами. А у немертин она независимо возникает в четырех-пяти семействах, поэтому имеет какую-то функциональную обоснованность. Возможно, что такие стилеты могут пробивать наиболее плотные покровы, действуя по типу штопора.

Существуют и «эксклюзивные образцы» моностилиферного вооружения. У немертины *Emplectonema gracile* базис длинный, очень узкий, расширенный на заднем конце, а стилеты немного изогнутые. Изогнутость клинка широко распространена у кинжалов (например, у малайских керамбитов и арабских кинжалов), но все они имеют лезвие. Изогнутый кинжал-стилет — это нонсенс, но у *E.gracile* стилет именно такой. Еще одна особенность этой немертины — наличие большого числа запасных стилетов: обычно у немертин их по 2—6 в каждом кармане, а у *E.gracile* — 7—14. Создается впечатление, что центральный стилет у этого вида часто утрачивается в ходе атак (и его изогнутость должна этому способство-

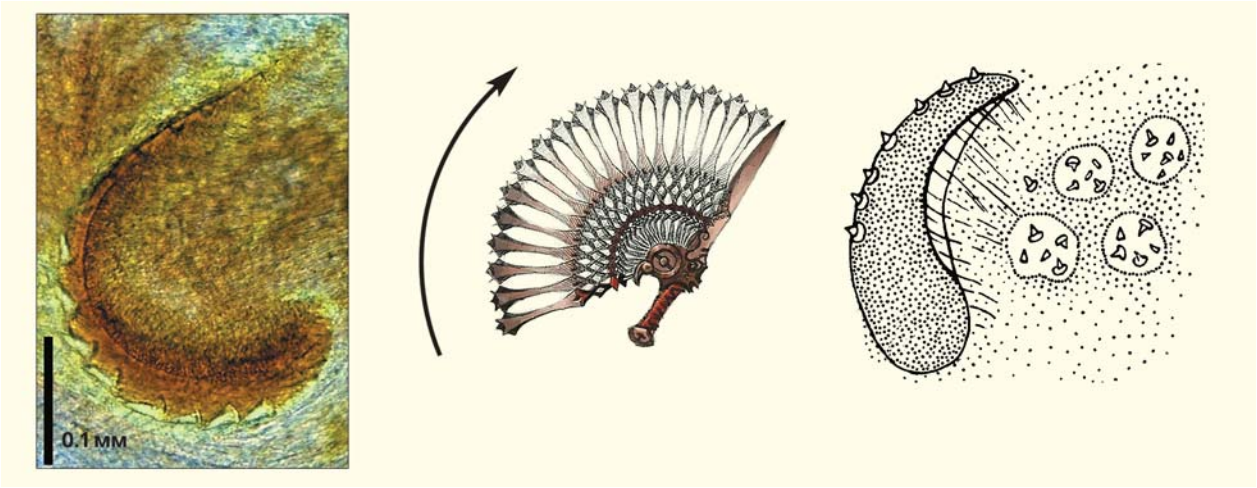
вать!), поэтому и необходимо так много запасных стилетов. Какое преимущество дает такое вооружение, остается неясным. Известно лишь, что из всех немертин только этот вид питается морскими желудями — прикрепленными усоногими ракообразными.

Другое необычное вооружение, больше похоже на копье, чем на кинжал, было недавно описано у живущей в песке немертины *Ototyphlonemertes dolichobasis* — центральный стилет с двумя плоскими ребрами почти в пять раз короче базиса. Его длина около 0.25 мм, но при этом длина хобота не превышает 3 мм, а сама немертина всего-то 6—10 мм длиной. Примечательно, что и у *E. gracile* хобот очень короткий (не более 10 мм), а длина вооружения может достигать 1 мм. Скорее всего, у этих немертин длинный базис немного компенсирует небольшую длину хобота.

Совсем иной тип вооружения присущ немертинам из отряда Polystilifera — в среднем отделе их хобота имеется небольшой (0.1—0.2 мм длиной) серповидный базис с 10—20 короткими коническими стилетами. С изображениями этого вооружения произошла поучительная история. Впервые полистилиферное вооружение 130 лет назад изучил и зарисовал голландский зоолог А.Губрехт, который точно показал, что острия стилетов направлены в переднюю часть базиса. В первой половине XX в. было открыто более сотни новых видов полистилиферных немертин, большинство из которых обитают в толще воды (пелагиали). Практически все эти виды описаны по фиксированным особям, у которых, как правило, стилеты разрушаются, хотя на препаратах видны места их прикрепления к базису. Трудно сказать, кто первым «домыслил» положение отсутствующих стилетов, но их стали изображать перпендикулярно по отношению к поверхности базиса, т.е. так же, как в моностилиферном вооружении. Такие ошибочные рисунки попали в некоторые зоологические руководства, включая «Traite de Zoologie» [3]. Казалось бы, что это лишь небольшая деталь, но именно она не позволяла понять, как работает полистилиферное вооружение.

Полистилиферное вооружение с перпендикулярно расположенными стилетами функционировало бы как обычный кастет с зубцами. Но как действует вооружение, у которого стилеты ориентированы совершенно иначе? Мне удалось наблюдать атаку тропической полистилиферной немертины из семейства Drepanophoridae: в ответ на раздражение обычной иглой хобот выворачивался, базис со стилетами разворачивался на 90°, а кончик хобота совершал быстрые скребущие движения. При таком движении направленные вперед короткие стилеты становятся не колющим, а режущим «оружием». Количество запасных стилетов необычайно велико — в 12—15 карманах в общей сложности находится более сотни стилетов, что свидетельствует об интенсивной замене утраченных и сточившихся стилетов на новые. Аналогичных по строению образцов холодного оружия человеком создано не было, но по своему действию полистилиферное вооружение более всего напоминает боевые японские и корейские веера. Их смертоносность заключалась в том, что они были снабжены острыми лезвиями, которые размещались в складках и на концах веера, придавая ему режущие свойства. Иногда эти лезвия были отравленными. Быстрота и эффективность применения веера была настолько неожиданна, что жертва, умирая, не успевала понять, что произошло.

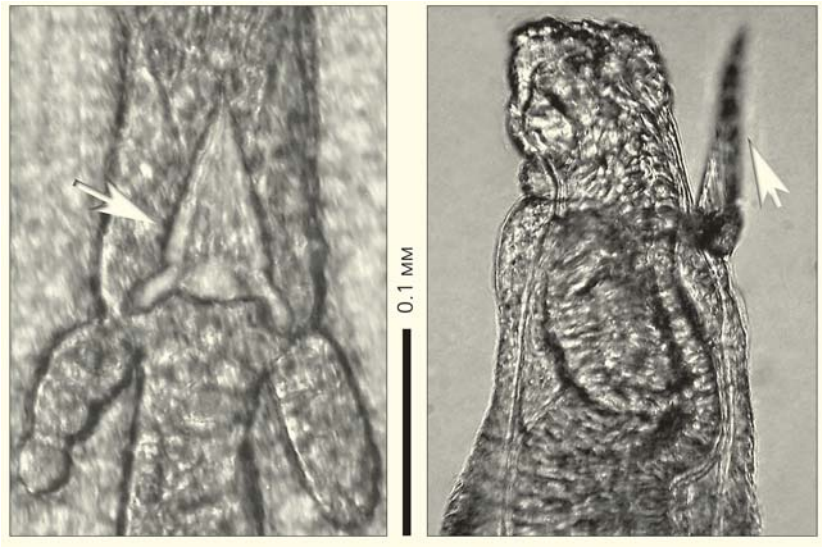
Какое из двух типов вооружений является наиболее эволюционно примитивным — поли-



Полистилиферное вооружение. Правильное (микрофотография слева) и ошибочное изображение базиса со стилетами [3]. Между ними приведен рисунок боевого веера, стрелкой показано направление удара.

или моностилиферное? В начале XX в. некоторые ученые считали, что полистилиферные немертины происходят от моностилиферных. Затем эта точка зрения изменилась, и моностилиферных немертин стали выводить от полистилиферных. В настоящее время доказано, что полистилиферные и моностилиферные немертины — это две разные ветви эволюции, происходящие от общего предка. Но каким был этот предок? Каким типом вооружения он обладал? Этот вопрос остается открытым, поскольку нет ни промежуточных форм, ни переходных типов вооружения. И вот здесь на помощь может прийти функциональная морфология, которая с успехом зарекомендовала себя в исследованиях позвоночных и членистоногих, но редко используется в других группах животных. Как мы видели, функционально и морфологически поли- и моностилиферные вооружения настолько сильно различаются, что вывести одно из другого просто невозможно. Сходными у них являются только главные элементы вооружения — стилеты. Более вероятно, что оба типа вооружений возникли независимо на единой морфологической основе: обособленном среднем отделе хобота с многочисленными стилетами без базиса (как у *Korotkevitschia*).

То, что специализированное вооружение в хоботе могло появиться даже у невооруженных немертин, стало понятно, когда в 1998 г. Дж.Верн описала новый вид, *Heteroenopleus enigmaticus*, в хоботе которого двумя правильными рядами располагалось несколько сотен крупных крючковидных стилетов [4]. К сожалению, остается неизвестным, как выглядят эти стилеты у живых немертин. Необходимо отметить, что на протяжении последних 120 лет для описания новых видов немертин исследователь должен был изготовить и изучить серийные микросрезы всего тела — от переднего до заднего конца. Это трудоемкая процедура, если учесть, что длина многих немертин превышает 5 см, а толщина срезов составляет всего 8—10 мкм. У фиксированных немертин стилеты обычно разрушаются, поэтому полную картину можно получить, исследуя еще и живой материал. Вооружение *Heteroenopleus enigmaticus* было изучено только на микросрезах, поэтому о его подлинном строении можно лишь догадываться.

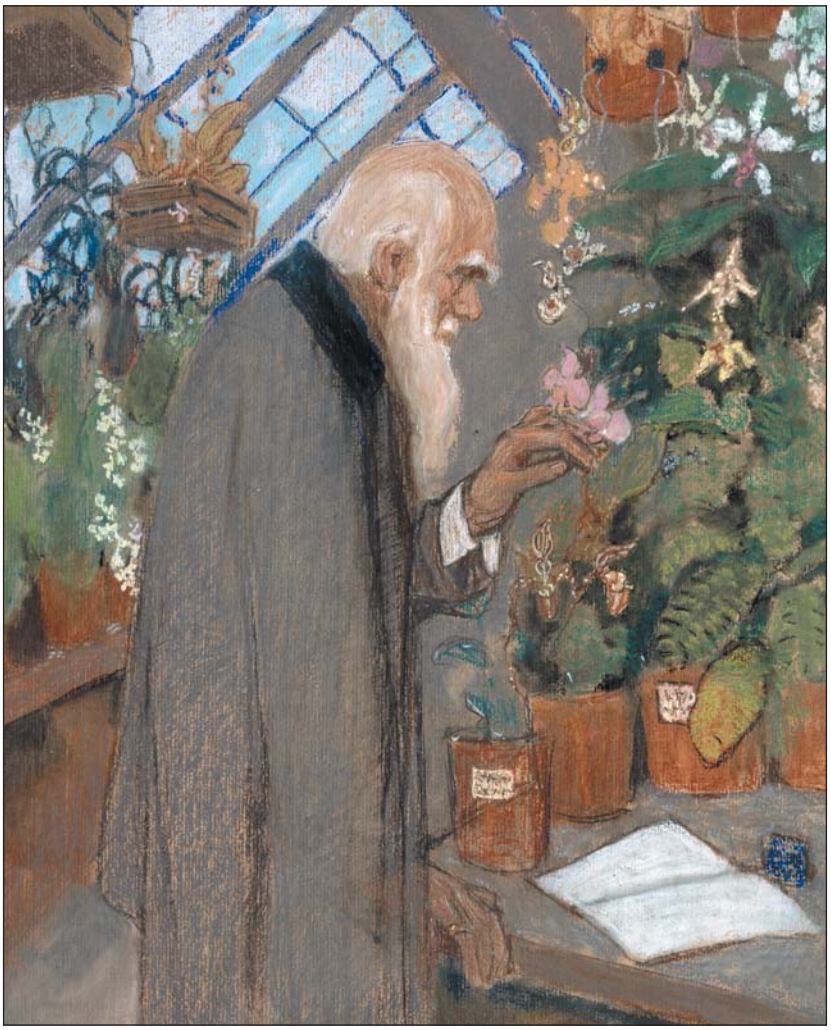


Вооружение палеонемертины *Callinera* sp. во втянутом (слева) и на вывернутом наружу хоботе. Стрелками отмечены стилеты.

Недавно японский немертинолог Х.Каджихара провел трехмерную реконструкцию поперечных срезов ранее неизвестного вида рода *Callinera* и выявил в его хоботе стилетную структуру длиной около 0.2 мм [5]. Этот род относится к наиболее древней среди невооруженных немертин группе — палеонемертинам, и нахождение у них вооружения стало неожиданностью. Нам впервые удалось увидеть это вооружение у живых особей *Callinera*. По форме оно напоминает широкий плоский клинок с двумя короткими рукоятками, но, в отличие от стилетов вооруженных немертин, эта структура гибкая и, по всей видимости, состоит из хитина. При атаке такое вооружение оказывается не на вершине хобота, а сбоку от нее. Как оно функционирует и чем питаются каллинеры, еще предстоит выяснить.

* * *

Вступление зоологии в эру молекулярных методов ознаменовалось сменой ряда парадигм, господствовавших в период классической эволюционной морфологии. Стало очевидным, что параллелизмов и конвергенций в строении беспозвоночных куда больше, чем это считалось раньше. Как пишет Ю.В.Мамкаев, в ходе эволюции для реализации конкретных «технических задач» имеется всего несколько морфофункциональных решений, поэтому вероятность совпадений (т.е. аналогий) достаточно высока [6]. Эти совпадения зачастую выходят за рамки биологической эволюции. Человек, создавая новое и совершенствуя старое, также был ограничен в выборе решений. Осознанно или неосознанно люди в своих изобретениях повторяли те «технические решения», которые до них многократно были реализованы у животных и растений. Морфологически и функционально несовершенные изобретения «отмирали», уступая место более



Дарвин в даунской оранжерее. М.Д.Езучевский. Пастель. Из фондов Государственного Дарвинского музея.

эффективному и рациональному. Так, например, кинжалы с простой рукоятью и плоским широким клинком были вытеснены кинжалом с гардой и узким клинком, который укреплен ребрами и углублениями. Легкие и надежные сабли пришли на смену популярным в средние века тяжеловесным мечам.

К сожалению, в современном животном мире «неудачные» варианты в строении органов практически не удается найти, поскольку почти все они были «выбракованы» эволюцией миллионы лет назад. Значительно чаще мы сталкиваемся с необычными и уникальными решениями, которые могут казаться нерациональными, как, например, изогнутые стилеты *E. gracile*. Живущий на Мадагаскаре бражник *Xanthopan morgani* имеет совершенно «абсурдный» по своей длине хоботок — до 35 см! Однако существование такой бабочки предсказал Дарвин в 1862 г., исходя из строения цветка некоторых тропических орхидей [7]. Чтобы объяснить, зачем немертинам стилеты со спиральными бороздами, узкие длинные базисы и т.д., потребуется немало времени для кропотливых наблюдений, чтобы вникнуть во все тонкости жизни этих малоизученных животных. Пока же нам остается лишь предполагать и проводить параллели.■

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект № 07-04-00249-а.

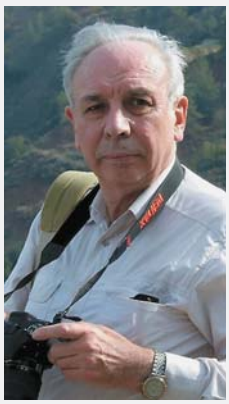
Литература

1. *Ливанов Н.А.* Пути эволюции животного мира: анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. М., 1955. С.120.
2. *Kem W.R.* // Amer. Zool. 1985. V.25. P.99—111.
3. *Goncharoff M.* // Traité de Zoologie. 1961. T.IV. F.1. P.785—886.
4. *Wern J.O.* // Hydrobiologia. 1998. V.365. P.135—147.
5. *Kajihara H.* // Zootaxa. 2006. №1163. P.1—47.
6. *Мамкаев Ю.В.* Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.; СПб., 2004. С.114—143.
7. *Darwin C.R.* Fertilization of Orchids: On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing. L., 1862.

Эволюция бактериальных геномов: потери и приобретения

«...в определении каждой особой формы вариации природа условия имеет подчиненное значение по сравнению с природой самого организма...»
Ч.Дарвин

Г.Б.Смирнов



Георгий Борисович Смирнов, *член-корреспондент РАМН, профессор, руководитель отдела генетики и молекулярной биологии бактерий ГУ НИИ эпидемиологии и микробиологии им.Н.Ф.Гамалеи РАМН. Область научных интересов — молекулярная биология и генетика микроорганизмов.*

Хотя эпиграфом выбраны слова из знаменитой книги «Происхождение видов...» [1], некоторые приведенные в статье факты или заключения могут показаться противоречащими учению Ч.Дарвина. С самого начала хочу сказать, что моя цель — не полемика с основами дарвинизма, а попытка представить вниманию читателя недавние результаты молекулярно-генетических исследований и, по возможности, их осмыслить. Вклад Дарвина в биологию велик и сравним с вкладами таких ученых, как Г.Мендель или, например, Д.Уотсон и Ф.Крик. Это не означает, однако, что новые факты не требуют анализа и обобщения. Объем знаний, накопленных современной биологией, вероятно, в сотни раз превышает то, что было известно науке во времена Дарвина, т.е. те знания, на которые он мог опереться, формулируя свою концепцию.

За последние полтора десятилетия прочитаны генетические тексты (геномы) разных организмов, в том числе многих бактерий. Сейчас стало ясно, что мир живого состоит не из двух доменов (прокариот и эукариот), как недавно считалось, а как минимум из трех (прокариоты были разделены на бактерий и архей). Сравнение последовательностей нуклеотидов у различных организмов позволяет определять степень их генетического родства, а анализ консервативных генов (например, генов, кодирующих рибосомные РНК, рибосомные белки или белки теплового шока) — выстраивать родословные биологических объектов (филодендрограммы).

Среди бактерий, как известно, множество не только возбудителей болезней (сибирской язвы, холеры, чумы, язвы желудка, туберкулеза и др.), но и совершенно безвредных (например, сенная палочка) и даже полезных (обитатели кишечника человека — лакто- и бифидобактерии, почвы — азотфиксирующие бактерии, а также бактерии, используемые в горнодобывающей, пищевой и других отраслях промышленности). В связи с этим понятно, что организация геномов бактерий представляет как академический, так и самый что ни на есть практический интерес. Когда были прочитаны геномы достаточного числа бактерий, выяснилось, что эволюция даже очень близкородственных видов движется в разных направлениях.

Изменчивость, вызванная мутациями, которым до недавнего времени отводилась ведущая роль в создании биологического разнообразия, до сих пор считается движущей силой эволюции генов. Однако предмет нашего обсуждения, как следует из названия статьи, не эволюция генов, а эволюция геномов.

© Смирнов Г.Б., 2009

Редуктивная эволюция

Установлено, что геномы бактерий, относящихся к одному роду (т.е. ближайшие родственники), существенно отличаются по количеству генов и, соответственно, по размеру. Так, у возбудителя проказы *Mycobacterium leprae* геном содержит примерно в 2.5 раза меньше белок-кодирующих генов по сравнению с его сородичем — возбудителем туберкулеза *M.tuberculosis*; у вызывающей коклюш *Bordetella pertussis* их почти в 1.5 раза меньше, чем у ее ближайшего родственника — возбудителя бронхосептикоза *B.bronchiseptica*. Нечто похожее наблюдается и у бактерий рода *Bartonella*: геном *B.quintana,* вызывающей у людей траншейную лихорадку, на несколько сотен генов меньше, чем геном виновника болезни кошачьих царапин — *B.henselae*.

При сравнительном анализе бактериальных геномов выяснилось, что различия связаны с тем, что с момента отделения ветвей видов от общего предшественника (дивергенции) виды, имеющие меньше генов, их только теряли, а виды с большим количеством генов теряли их в меньшей степени и в каком-то объеме приобретали.

Так, дивергенция возбудителя чумы (*Yersinia pestis*) и виновника псевдотуберкулеза (*Y.pseudotuberculosis*) произошла относительно недавно (15—2 тыс. лет назад). За это время, как выразился Брендан Рен, «эволюция и моргнуть не успела», а возбудитель чумы приобрел 32 гена и утратил более 460 генов. На настоящий момент в геноме *Y.pestis* инактивированно около 13% генов, которые функционируют в *Y.pseudotuberculosis*. Подобной редуктивной эволюции были подвержены также геномы возбудителей хламидиоза — *Chlamidia trachomatis,* сифилиса — *Treponema pallidum*, эпидемического сыпного тифа — *Rickettsia prowachekii.* Следует отметить, что процесс редукции у возбудителей различных заболеваний занимал разное время и, соответственно, привел к последствиям разного масштаба.

Потеря частей генома выявлена не только у болезнетворных бактерий (паразитов), но и живущих в теле хозяина, не причиняя ему вреда, а зачастую и очень полезных — комменсалов (эндосимбионтов). Наиболее изучены в этом отношении эндосимбионты тлей — *Buchnera aphidicola*, мухи цеце — *Wigglesworthia glossinidia* и *Sodalis glossinidius,* азиатской цитрусовой псилиды (насекомого, похожего на маленькую цикаду) — *Carsonella ruddii*, долгоносиков — *Sitophilus ozyrae* (SOPE), тараканов — *Blattobacterium*, муравьев родов *Formica* и *Camponotus — Blochmannia.*

Почему же геномы одних видов бактерий редуцируются, а других нет? Принято считать, что геномы симбионтов (будь то паразит или комменсал) теряют те гены, которые кодируют ставшие ненужными признаки, поскольку некоторые метаболические функции могут быть восполнены за счет эукариотического хозяина и перестают поддерживаться естественным отбором. Однако эта общепринятая точка зрения, по моему мнению, небезупречна. **И вот почему редукцию геномов нельзя объяснить потерей генов «за ненадобностью»:**

Во-первых, вспомним, что у видов с редуцирующимися геномами есть близкие родственники, у которых геномы не редуцированы (*B.henselae, M.tuberculosis, B.bronchiseptica*). При этом перечисленные родственники тоже являются паразитами, т.е. живут в организме хозяина и в ряде случаев даже приобретают гены за счет горизонтального переноса. Это значит, что при очень сходных условиях существования бактерии разных (но очень близких) видов по-разному «распоряжаются» своими геномами.

Во-вторых, симбиоз не может считаться единственной и главной причиной редуктивной эволюции, поскольку оказалось, что редукция генома наблюдается не только у паразитов и эндосимбионтов, но и у свободноживущих микроорганизмов. Речь идет о *Prochlorococcus marinus* — морской одноклеточной цианобактерии, численно доминирующей в фитопланктоне тропических океанов. Судя по всему, это первый документированный случай редукции геномов у свободноживущих микроорганизмов.

Столь же показателен пример редуктивной эволюции у представителей рода *Burkholderia*: редукция генома коснулась не только болезнетворной бактерии *B.mallei* (возбудителя сапа), но и свободноживущего сапрофита *B.thailandensis.* Правда, *B.mallei* и *B.thailandensis* в ходе эволюции от общего предшественника, близкого к *B.pseudomallei,* утратили различные фрагменты ДНК. Это означает, что за счет различий в условиях существования можно пытаться объяснить только тип делеций (от лат. deletio — уничтожение), но не направление эволюции геномов этих бактерий.

В-третьих, постулат о потере генов «за ненадобностью» вряд ли может считаться истиной, не требующей доказательств, так как есть доказательства как раз противоположного — отсутствия селективных преимуществ в результате утраты генетического материала [2]. Кроме того, существует огромное количество данных о длительном сохранении в геномах некодирующей ДНК или генов, не оказывающих влияние на фенотип. К ним относятся повторы различного типа: например, мобильные генетические элементы (МГЭ), кодирующие только собственную рекомбинацию и способные встраиваться в разные участки генома, или IS (от англ. insertion sequences — вставочные последовательности, которые обозна-

чаются в зависимости от их нуклеотидного состава номерами — IS1, IS2 и т.д.), гены, утратившие свою функцию в результате повреждения структуры (псевдогены), и т.п.

Короткие повторяющиеся последовательности в различном количестве копий сохранились даже в редуцированном до минимума геноме *M.genitalium.* Псевдогены и некодирующие повторы (хотя и в очень незначительном количестве) обнаружены в одном из самых маленьких из известных на настоящий момент геноме *Nanoarchaeum equitans* — единственного паразита среди архей и пока единственного представителя предлагаемого авторами нового царства наноархей [3]. Участки геномов, занятые повторами различного типа, никак не должны сохраняться под влиянием естественного отбора в его классическом понимании, но ведь не утрачиваются.

В-четвертых, потеря того или иного гена в большинстве случаев происходит не сразу: сначала ген инактивируется за счет мутации, а затем псевдоген утрачивается в составе более крупного фрагмента ДНК за счет делеции. Получается, что в этой ситуации естественный отбор «избавляется» от некого фрагмента ДНК, уже не кодирующего ранее существовавший признак. Учитывая экспериментально доказанный факт отсутствия селективных преимуществ потери нейтрального генетического материала, непонятно, на что же ориентирован естественный отбор, удаляющий фенотипически незначимый псевдоген?

Из всего этого следует, что концепция редукции бактериальных геномов в связи с утратой значительной части генетической информации «за ненадобностью», как не поддерживаемой естественным отбором, вряд ли вообще что-то объясняет. Что же на самом деле может определять потерю или приобретение генетической информации? Попытаться понять, как образовались виды с редуцированными геномами, можно, сравнивая их с ближайшими родственниками, у которых геном не редуцирован.

Механизмы потерь и приобретений

Ни предшественники, ни промежуточные формы у бактерий не сохраняются, поэтому в распоряжении исследователей есть только современные геномы, которые, однако, содержат определенную информацию о происходивших событиях. Как интеграция привнесенного сегмента ДНК в резидентный геном, так и потеря участка генома — события, которые оставляют «молекулярный след» (новые нуклеотидные последовательности, образующиеся в точках рекомбинационного взаимодействия). Анализируя такие «следы», можно выяснить природу взаимодействий, приведших к рекомбинации, за счет которой произошли изменения генома (внедрение нового участка ДНК или удаление какого-либо ее существующего сегмента).

Возможность анализировать «молекулярные следы» рекомбинационных событий появилась совсем недавно благодаря достижениям сравнительной геномики, после того как были полностью прочитаны геномы многих микроорганизмов, их родственников и делеционных производных. Установлено, что внедрение генетического материала и делеции обусловлены наличием в геномах определенных последовательностей, которые участвуют в предпочтительной рекомбинации. Вот некоторые из многих примеров.

В результате сравнительного анализа пар геномов *B.pertussis* и *B.bronchiseptica*, *B.mallei* и *B.pseudomallei* выяснилось, что в каждой идентифицированной точке «стыковки» сегментов редуцированных геномов (*B.pertussis* и *B.mallei*) после рекомбинации (делеций) присутствуют IS-элементы [4,5].

Участки генома *M.leprae,* гомологичные геному *M.tuberculosis,* распределены по геному *M.leprae* в ином порядке, нежели в *M.tuberculosis*. Отличия в расположении этих участков и мозаичность генома *M.leprae* в целом, по-видимому, связаны с наличием по их флангам диспергированных повторов и генов тРНК, которые вызвали разнообразные геномные перестройки [6].

Если несколько культур *Escherichia coli* K-12, засеянных в столбики агара уколом, долго инкубировать при комнатной температуре без пересевов, в их геномах образуются однотипные делеции. Геномы начинают уменьшаться. Делеции имеют протяженность 20 тыс. н.п. На правом конце всех делеций обнаружен элемент IS5A, а на левом — предпочтительный сайт интеграции IS5 [7]. Это означает, что локализация делеций определяется расположением IS-элементов.

В хромосоме возбудителя чумы есть локус *pgm*. Если все гены этого локуса полноценны, бактерии пигментированы (Pgm^+-фенотип). Однако этот фенотип нестабилен и часто утрачивается. Оказалось, что весь сегмент ДНК размером 102 тыс. н.п. удаляется из генома за счет рекомбинации между прямыми повторами ограничивающих его элементов IS100. Частота таких делеций достигает значения 10^{-3}, т.е. эти делеции происходят все время в каждой тысячной клетке популяции [8].

Теперь остановимся на механизмах приобретения генов и сразу оговоримся, что речь пойдет не о наследовании и распространении признаков в крупных популяциях, а о механизмах первичных процессов приобретения генетического материала индивидуальными геномами.

Прежде всего следует сказать, что внедрения генетического материала в геномы (как и делеции) происходят не

в произвольное место реципиентного генома, а в определенные сайты интеграции. Существует несколько типов предпочтительных сайтов. Это гены, кодирующие тРНК, интегроны, МГЭ, включая IS-элементы, и некодирующие повторы.

С генами тРНК связаны три сайта интеграции, два из которых симметричны, а один — нет. Симметричные сайты представляют собой инвертированные повторы типа разорванных палиндромов (рис.1). Именно они узнаются ферментом интеразой, который и осуществляет рекомбинацию при внедрении привходящего фрагмента ДНК.

Интегроны — это сложные генетические элементы, предназначенные для захвата генов и содержащие ген интеразы, сайт интеграции для привносимых фрагментов ДНК и промотор для активации (экспрессии) генов (рис.2). Сайт интеграции содержит инвертированные повторы, которые узнаются интеразой. Интересно, что интегроны — очень древние генетические элементы, и хотя чаще всего они захватывают гены устойчивости к антибиотикам, сами интегроны сформировались задолго до эры применения антибиотиков. Кроме генов устойчивости к антибиотикам интегроны могут захватывать гены, кодирующие факторы патогенности, гены метаболизма или гены, кодирующие рестрикционные ферменты.

Наконец, повторы могут встречаться и вне интегронов или генов тРНК. Они входят также в состав МГЭ. Сами IS-элементы могут образовывать повторы, которые вместе с содержащими их структурами могут служить предпочтительными сайтами интеграции генетического материала в геном.

Таким образом, вероятность, размер, тип и локализация геномных перестроек, которые заканчиваются удалением или приобретением генов, зависят от распределения в геномах повторяющихся последовательностей (включая IS-элементы). Установлено, что не только локализация, но и само присутствие IS-элементов и повторов в геномах бактерий неслучайно. А значит, неслучайны и в определенной степени видоспецифичны геномные перестройки, стимулируемые повторами и различными МГЭ. Из этого следует вывод: программа изменений геномов, его эволюция, заложена в структуре самих геномов [9].

Стабильность интегрированного сегмента ДНК в геноме определяется свойствами окружающих его нуклеотидных последовательностей. Если они не благоприятствуют удалению (например, отсутствуют протяженные прямые повторы), то интегрированный фрагмент стабилен, причем совершенно независимо от присутствия в нем гена, влияющего на фенотип. Это означает, что потеря генов запрограммирована в геноме и не определяется особенностями внешней среды, в которой находится носитель генома.

Выбор нового сегмента ДНК, который подлежит внедрению в геном (или удалению из него) под влиянием полинуклеотидного контекста, принципиально отличается от классического естественного отбора тем, что объект его действия — не фенотипический признак, а последовательность нуклеотидов. Такой выбор (я предлагаю назвать его полинуклеотидным, сокращенно — Пн-выбором) — тоже естественный процесс, который представляет собой этап, предшествующий классическому дарвиновскому отбору. Таким

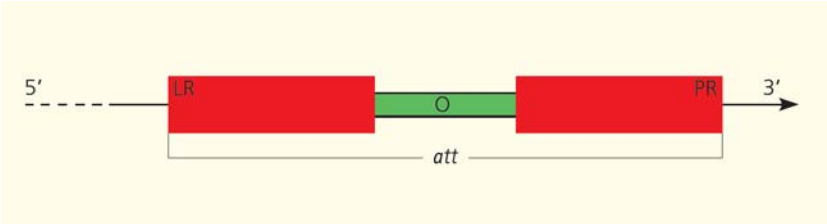


Рис.1. Схема строения гена тРНК с сайтом интеграции (*att*). O — центральная уникальная часть, LR — левый повтор, RR — правый повтор. Стрелкой показана ориентация повторов нуклеотидных последовательностей ДНК.

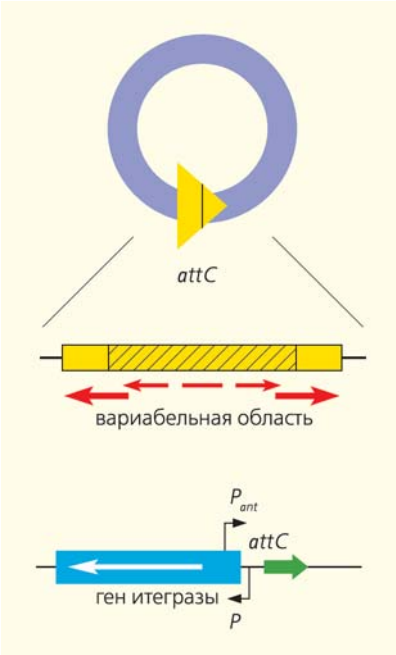


Рис.2. Схема структуры интегрона — специального участка генома, предназначенного для захвата фрагментов генетического материала. Вверху — схема организации сайта интеграции (*attC*). Стрелками обозначены повторяющиеся нуклеотидные последовательности и их ориентация. Внизу — схема взаимного расположения сайта интеграции и гена интеразы (фермента, осуществляющего рекомбинацию при внедрении фрагментов генетического материала). Черными стрелками указаны направления транскрипции (синтеза информационной РНК на матрице ДНК) с промоторов для экспрессии гена интеразы (*P*) и для привносимого гена (P_{ant}).

образом, мне представляется, что уровень эволюционного процесса, на котором происходит потеря или приобретение генов, включает в себя два этапа: первый — Пн-выбор, второй — фенотипический (дарвиновский) отбор.

Пн-выбор не имеет отношения к внешней среде в ее традиционном понимании и действует на любой фрагмент донорного генетического материала, независимо от характера информации, которую этот материал содержит (или не содержит). Компонентами Пн-выбора являются: наследуемый (или удаляемый из генома) полинуклеотидный фрагмент, полинуклеотидная последовательность-мишень или сайт интеграции (делеции), а также ферменты, осуществляющие акт рекомбинации.

Пн-выбор представляется более древним механизмом формирования генома, чем классический фенотипический отбор, так как мог оперировать раньше, чем возникли полноценные клеточные формы жизни и, соответственно, селектируемые фенотипические признаки. Это более универсальный механизм, так как оперирует на нуклеотидных последовательностях независимо от наличия в них значащих генов [10].

Роль Пн-выбора и фенотипического отбора

Для удаления генетического материала из ДНК необходим Пн-выбор, который выражается в наличии полинуклеотидных последовательностей, окружающих ген и благоприятствующих его исключению. Если гены сохраняются в геноме, это не означает автоматически, что они необходимы для клетки в данных условиях. Это означает, что в геноме нет условий для их утраты.

Как уже говорилось, потеря генов при редукции геномов происходит в два этапа: сначала ген инактивируется за счет мутации, затем псевдоген делетируется. У *Buchnera aphidicola* (эндосимбионта тлей) период полураспада псевдогенов составляет 24 млн лет, а полная его элиминация происходит за 40—60 млн лет, т.е. ненужная ДНК задерживается в геномах бактерий на десятки миллионов лет [11]. (Настолько же медленнее, чем у бактерий, будут удаляться ненужные гены из геномов эукариотических организмов, время генерации которых в сотни, а иногда и в десятки тысяч раз больше, чем у бактерий?!) Но так происходит, если в геноме нет условий для их быстрой элиминации. А если такие условия есть? Вспомним пример с *pgm*-локусом возбудителя чумы. Это нужный для микроба участок ДНК. Его потеря ведет к утрате вирулентности и другим нежелательным для бактерий последствиям, т.е. лишает их ряда селективных преимуществ. Тем не менее, благодаря тому, что в геноме есть условия для потери этого фрагмента ДНК, он удаляется постоянно в каждой тысячной бактериальной клетке. И только благодаря дарвиновскому фенотипическому отбору этот участок ДНК все еще присутствует в геноме существующих представителей вида *Y.pestis*.

В случае приобретения нового гена необходим и достаточен Пн-выбор, так как положительный результат (внедрение) привносимой информации, независимо от ее фенотипической значимости, будет зависеть только от наличия сайта интеграции для конкретного полинуклеотидного фрагмента (нового гена) и наличия ферментов, обеспечивающих этот тип интеграции. Фенотипический естественный отбор может служить лишь дополнительной гарантией стабильности унаследованного гена, причем до тех пор, пока существуют условия, в которых продукт гена значим для клетки. К подобному заключению относительно градации ролей Пн-выбора и естественного отбора пришли и авторы, работающие с растениями [12].

Итак, Пн-выбор необходим как для приобретения, так и для потери фенотипически значимой и нейтральной генетической информации. Дарвиновский отбор на первом этапе этих событий не нужен. Однако в том случае, когда утрачиваемая информация важна для клетки в данных условиях ее существования, дарвиновский отбор сохраняет ту часть популяции, которая не потеряла важные в данных условиях гены. Другая же часть популяции, потерявшая нужные гены, погибает.

Обратима ли редукция геномов?

Новые сочетания нуклеотидов образуются и при перестановках фрагментов генома, сопровождающих его редукцию, и при потере генетического материала. В результате может произойти перемещение в пределах геномов уже существующих предпочтительных сайтов интеграции и создание новых. Появлению новых предпочтительных сайтов может способствовать и мутационный процесс, активирующийся при редукции геномов. Если это так, то в редуцированных геномах должны происходить не только делеции, но и приобретения генетического материала. Действительно, такие события, как оказалось, коснулись даже редуцированного до минимума генома эндосимбионта тлей (*Buchnera aphidicola*), несмотря на отсутствие у него основного механизма гомологичной рекомбинации. В полноценных же в этом смысле организмах эндосимбионтов (*Wolbachia*) рекомбинационные процессы, включая горизонтальный перенос, происходят с большой частотой. Обладатели одного из самых маленьких из известных геномов, наноархеи сохранили полный набор генов, необходи-

мых для рекомбинации и репарации ДНК. Это означает, что они способны к генетическому обмену и, следовательно, к приобретению генов. Есть свидетельства интеграции генетического материала и у паразитов с редуцированными геномами (например, у *M.leprae*). Из всего этого следует, что бактерии, геномы которых пошли по пути редукции, не лишаются способности приобретать гены.

Объем приобретаемой информации должен зависеть от активности рекомбинационных систем, количества предпочтительных сайтов интеграции и доступности донорного генетического материала. Если эти факторы оптимизированы, можно ожидать, что процесс редукции может смениться процессом приобретения генов. Насколько продолжительны будут эти противоположно направленные процессы, будет определять соотношение в геноме предпочтительных сайтов, способствующих интеграциям и делециям. Так или иначе, можно представить себе, что в определенные периоды редукция может смениться процессом накопления генетического материала. Такая предполагаемая перемена вектора геномной эволюции была названа пульсацией геномов [10]. Как возможный механизм эволюции, пульсация геномов имеет смысл только для очень быстро размножающихся организмов.

Программа эволюционного развития данного генома заложена в распределении сайтов предпочтительной рекомбинации, следствием которой становится потеря или приобретение участков ДНК. Эта программа не может быть жесткой, так как, во-первых, наличие предпочтительного сайта означает только вероятность события, которая никогда не достигает единицы; во-вторых, программа с большой вероятностью меняется после каждого акта геномной перестройки. Таким образом, информация, заложенная в ДНК в виде последовательности нуклеотидов, в дополнение к хорошо известным функциям (кодирование структуры белков и управление процессами метаболизма) содержит также программу своего собственного эволюционного развития. В общем виде эта идея была сформулирована в первой половине и в середине прошлого столетия отечественными учеными Л.С.Бергом, Р.Гольдшмитом, Ю.А.Филипченко, А.А.Любищевым и Д.Н.Соболевым [10].

О природе предшественника

Бактерии были открыты А. ван Левенгуком в 1676 г., а три столетия спустя К.Уойз открыл археи, которые внешне напоминали бактерий, а по организации генетического аппарата оказались ближе к эукариотическим организмам. Эти особенности не позволяли оставить архей в царстве бактерий, и доменов стало три: бактерии, археи и эукариоты. Различия между представителями трех доменов заставили искать ответ на вопрос об их происхождении.

Геномы многих архей были прочитаны, но ясности в вопрос о происхождении это не внесло. Уойз писал: «Почему археабактерии и эубактерии так различны? Как нам понять эти принципиальные различия между двумя типами прокариот? Являются ли они следствием различных условий внешней среды на ранних стадиях эволюции в этих двух линиях? Отражают ли различия в организации у клеток этих двух типов различные эволюционные наклонности? Сейчас мы не в состоянии ответить на эти вопросы. Дело не в том, что просто не хватает фактов; не хватает ключевой концепции» [13]. Ответов на эти вопросы нет до сих пор.

Процессы приобретения и потери генов оказались конкурирующими не только в эволюции геномов, но и в построениях, призванных объяснить природу самой первой клетки нашего мира. В научной литературе ее принято называть последним универсальным общим предшественником (LUCA — last universal common ancestor).

Приобретение генов — ключевой процесс эволюции. Сейчас первостепенная роль в создании адаптивного потенциала клеток отводится горизонтальному переносу генов как основному способу приобретения качественно новой генетической информации. Феномен горизонтального переноса неоднократно и детально освещался и анализировался в докладах и статьях С.В.Шестакова [14]. Не обошлись без приобретения генов и гипотезы возникновения первых клеток. Именно объединением клетки археи и протеобактерии (так называемый «пищевой» перенос) несколько групп авторов объясняли возникновение первой эукариотической клетки. Предполагалось, что впоследствии геном бактерии редуцировался и превратился в митохондрию. При этом переносы не закончились, а привели к перемещению группы бактериальных генов в прототип ядра будущей эукариотической клетки. Так возник прообраз клетки животных. Для того чтобы возникли растительные клетки, потребовались дополнительные переносы, которым предшествовали акты поглощения протоэукариотическими клетками, уже содержащими митохондрии, клеток фотосинтезирующих бактерий. Эти бактерии тоже редуцировали свои геномы и превратились в хлоропласты. Так возникли клетки растений. В рамках этой схемы было сформулировано несколько гипотез, отличающихся друг от друга в основном порядком событий (образование химерного ядра, образование митохондрий, формирование аппарата сплайсинга и др.) [15]. Однако ни одна из этих гипотез не может объяснить про-

исхождение таких структур эукариотической клетки, как цитоскелет, аппарат Гольджи и другие цитоплазматические структуры. Соответствующих генов просто нет ни у бактерий, ни у архей. Для выхода из очень неудобного положения пришлось предположить существование быстро исчезнувшего третьего прокариотического предшественника, который условно назвали хроноцитом. Перед тем как исчезнуть навсегда, не оставив никаких следов, хроноцит успел с помощью горизонтального переноса передать химерной протоэукариотической клетке гены цитоскелета и других цитоплазменных включений [15].

Принципиально иная схема предполагает, что LUCA был эукариотом, из которого за счет доминирующих впоследствии событий редуктивного характера образовались прокариоты, т.е. бактерии и археи. Впервые такая схема была выдвинута разными группами авторов в самом конце 90-х годов прошлого века. Когда была опубликована гипотеза о первичности эукариотической клетки и происхождении прокариот (бактерий и архей) из эукариотического предшественника, в одном из комментариев говорилось: «Было бы заманчиво считать, что ядро старое и что прокариоты его потеряли. Когда-то мы, наверное, рисковали бы быть сожжены у столба за такую ересь, но сейчас биологи больше не считают эволюцию жизни развитием от простого к сложному, с человеком на пике эволюционных достижений». Тем не менее сама гипотеза не имела подтверждений со стороны палеонтологии [15], а другими авторами была отвергнута как статистический артефакт.

Однако в этом году концепция первичности эукариот вновь получила развитие в работе Н.Гландсдорфа с соавторами [16]. Кратко выводы этой работы можно сформулировать следующим образом. Последний общий предшественник не был простым, примитивным термофильным прокариотом, а представлял собой сообщество протоэукариот с РНК-геномом, адаптированным к широкому диапазону умеренных температур и имел генетическую избыточность. Это сообщество состояло из морфологически и метаболически разнообразных объектов. Значит, жизнь возникла сразу сложной. Археи и бактерии образовались за счет редуктивной эволюции членов этого гетерогенного сообщества, поэтому авторы предлагают исключить из обихода термин прокариоты как несоответствующий сути предмета. Но суть, конечно, не столько в терминологии, а в том, что эта гипотеза вообще не предусматривает никакого ствола дерева жизни. (Напомню, что общий ствол — основа дарвиновской схемы дивергентной эволюции.) Вместо ствола — сообщество гетерогенных побегов, из чего следует, что не было и самого древа. Генетическая информация «побегов» избыточна, поэтому, теряя гены и одновременно обмениваясь ими, они создают разнообразие, вплоть до образования доменов архей, бактерий и эукариот.

Итак, мы видим, что приобретение и потеря генов геномами — ценный материал не только для понимания ключевых событий в ходе современных эволюционных преобразований, но и для построений, призванных приблизиться к выяснению природы источника или источников всего живого.

Не думаю, что последняя задача выполнима. Образование первых клеток, вероятно, навсегда останется такой же тайной, как образование первых «осмысленных» (кодирующих определенные белки) информационных макромолекул или возникновение интеллекта. ■

Литература

1. *Дарвин Ч.* Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. СПб., 1991.
2. *Silwa P., Korona R.* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2005. V.102. P.17670—17674.
3. *Waters E.M.J., Hohn I., Abel D.E. et al.* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. V.100. P.12984—12988.
4. *Brinig M.M., Cummings C.A., Sanden G.N. et al.* // J. Bacteriol. 2006. V.188. P.2375—2382.
5. *Nierman W.C., De Shazer D., Kim H.S. et al.* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. V.101. P.14246—14251.
6. *Cole S. T., Eiglmeier K., Parkhill J. et al.* // Nature. 2001. V.409. P.1007—1011.
7. *Faure D., Frederick R., Wioch D. et al.* // J. Bacteriol. 2004. V.186. №19. P.6437—6442.
8. *Fetherson J. D., Schuetze P., Perry R.D.* // Molec. Microbiol. 1992. V.6. P.2693—2704.
9. *Caporale L.H.* Evolution of Efficient Strategies for Evolution: Chance Favors the Prepared Genome // Presented at NECSI's Second International Conference on Complexity Studies Nashua. New Hampshire, 1998.
10. *Смирнов Г.Б.* // Успехи современной биологии. 2008. Т.128. №1. С.52—76.
11. *Gómez-Valero L., Latorre A., Silva F.J.* // Mol. Biol. Evol. 2004. V.21. P.2172—2181.
12. *Bennetzen J., Ma J., Devos K.M.* // Annals of Botany. 2005. V.95. P.127—132.
13. *Woese C.R.* // Microbiol Rev. 1987. V.51. №2. P.221—271.
14. *Шестаков С.В.* // Палеонтологический журнал. 2003. №6. С.50—57.
15. *Мосевицкий М.И.* Распространенность жизни и уникальность разума? СПб., 2008.
16. *Glansdorff N., Xu Y., Labedan B.* // Biology Direct. 2008. V.3. №29.

Видообразование через отдаленную гибридизацию

Л.А.Першина

Лидия Александровна Першина, *доктор биологических наук, заведующая лабораторией хромосомной инженерии злаков Института цитологии и генетики Сибирского отделения РАН, профессор кафедры цитологии и генетики Новосибирского государственного университета. Область научных интересов — проблемы отдаленной гибридизации, биотехнология.*

Одну из глав своего труда «О происхождении видов путем естественного отбора или сохранении благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859) Ч.Дарвин назвал «Гибридизация», посвятив ее проблемам скрещивания между разными видами. Анализируя собственные результаты и данные других авторов по получению и изучению отдаленных гибридов, он обозначил ряд важных вопросов. Они долго оставались спорными или невыясненными и до сих пор представляют интерес. Среди них и вопросы, связанные с проявлением стерильности у межвидовых гибридов. Дарвин рассматривал возможность использования этого признака в качестве критерия для отнесения родительских форм отдаленных гибридов к разным видам. Его интересовало, относятся ли родительские формы к разным видам, если после скрещивания их потомки плодовиты (фертильны), или же такие формы принадлежат к более близким в таксономическом отношении группам — разновидностям? Он пришел к заключению, что «*пониженная фертильность как первых скрещиваний, так и гибридов не может служить надежным критерием для различения видов*».

Этот вывод подтверждается современными исследованиями. Сегодня в изучении отдаленной гибридизации выделяются два основных направления: роль отдаленной гибридизации в эволюции и увеличение генетического разнообразия культурных растений и некоторых животных на основе отдаленных скрещиваний. Известны два основных пути видообразования с участием отдаленных гибридов: аллополиплоидный, на основе гибридных организмов с удвоенным числом хромосом, и гомоплоидный, без увеличения числа хромосом у исходных гибридов. Эти пути различаются между собой уровнем гомологии между хромосомами родительских видов и степенью проявления стерильности у гибридов первого поколения.

Гомоплоидное видообразование имеет место в тех случаях, когда гибриды возникают между видами, у которых в процессе дивергенции и последующей эволюции не произошло существенных перестроек в хромосомах. Здесь хорошим примером может служить род подсолнечник *Helianthus* [1]. Так, при скрещивании видов *H.annus* и *H.petiolaris* с одинаковым числом хромосом ($2n = 34$) гибриды первого поколения, получившие половину хромосом от каждого из родителей, были частично фертильные (рис.1). У них в мейозе между парами частично гомологичных хромосом при кроссинговере происходил обмен участками. В каждом следующем поколении гибридов между парами хромосом (бивалентами) возникали новые обмены. Это постепенно привело к появлению полностью гомологичных пар хромосом у самоопыленных потомков межвидовых гибридов. Теоретический расчет показал, что этот процесс может завершиться не менее, чем через тысячу поколений.

В процессе эволюции одна и та же гибридная комбинация

© Першина Л.А., 2009

подсолнечника стала родоначальником трех новых видов в зависимости от того, к каким экологическим нишам адаптировались потомки, имевшие разные рекомбинантные сочетания. Так, *H.anomalus* заселил песчаные дюны и болотистые низины; *H.deserticola* — пустынные равнины; *H.paradoxus* — соленые болота. Сегодня известно только около 20 видов растений, которые произошли в результате гомоплоидного видообразования.

Однако считается, что среди цветковых растений более половины видов образовались в результате аллополиплоидизации [2]. Среди них наиболее известны основная хлебная культура — гексаплоидная (мягкая) пшеница *T.aestivum* (2*n* = 42), возникшая около 8 тыс. лет назад, тетраплоидные виды пшеницы, возделываемые виды хлопчатника, овса и капусты.

Напомним, что удвоение числа хромосом у межвидовых и межродовых гибридов — одно из необходимых условий для восстановления плодовитости у стерильных гибридов первого поколения, имеющих по одному набору негомологичных хромосом. Стерильность гибридов первого поколения часто проявляется, если у родительских видов в процессе эволюции произошли сильные изменения ядерных геномов и структуры хромосом, приводящие к межгеномной несовместимости. Из-за отсутствия гомологии между хромосомами родительских видов биваленты в мейозе не образуются, их расхождение нарушено, поэтому дочерние клетки (предшественники женских и мужских гамет) нежизнеспособны, так как содержат несбалансированное число хромосом.

Между тем если в мейозе веретено деления не образуется и удвоенные хромосомы не расходятся к полюсам, а остаются в одной клетке, из нее развиваются жизнеспособные гаметы. Причиной такого нарушения веретена деления могут быть экзогенные факторы, например, резкие перепады ночной и дневной температуры воздуха в местах произрастания гибридов. Так, в горах, где существуют такие контрастные условия, чаще всего встречаются популяции отдаленных гибридов с восстановленной до определенной степени фертильностью. Плодовитость гибридов может также восстанавливаться и при скрещивании с одним из родителей, но и в этом случае женские гаметы, развивающиеся у исходного гибридного растения, должны быть жизнеспособными.

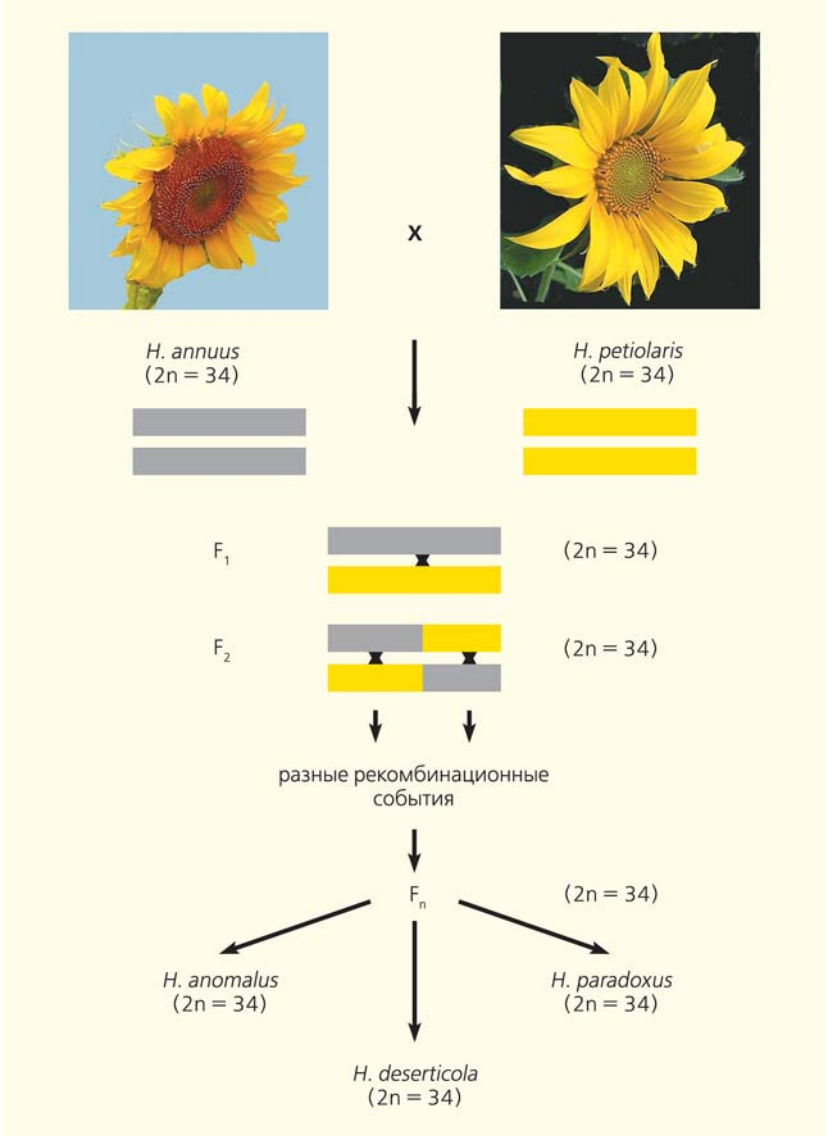


Рис.1. Гомоплоидное видообразование в роде *Heliantus*.

В экспериментах удвоение числа хромосом у растений под воздействием контрастных температур производил Д.Г.Карпеченко. Однако наиболее часто в качестве полиплоидизирующего фактора применяют колхицин.

Изучение естественных аллополиплоидов, возникших в ходе эволюции, и синтетических, созданных экспериментально, показало, что последние отличаются пониженной или

полной стерильностью, часто нестабильны, а иногда и нежизнеспособны, что обусловлено межгеномной несовместимостью [3]. Сочетание чужеродных геномов играет более значительную роль в дестабилизации геномов, чем полиплоидизация, которая тоже не всегда проходит бесследно. Удвоение набора одних и тех же хромосом приводит к нарушениям генной регуляции, а избыточность генных продуктов мешает нормальной работе клетки. Структурно-функциональная нестабильность аллополиплоидных геномов, видимо, должна нормализоваться в процессе эволюции.

Экспериментальное создание отдаленных гибридов и аллополиплоидов позволяет моделировать ранние этапы видообразования и изучать особенности изменчивости геномов при восстановлении фертильности гибридов. Показано, что для своего нормального существования аллополиплоиды должны возвратиться к диплоидно-подобному состоянию. Это происходит в результате реорганизации геномов, связанной с потерей многих дуплицированных генов или их замолканием (сайленсингом), а также активацией мобильных элементов и появлением мутаций. Длительность такого процесса, как и его последствия, связанные с проявлением фертильности у потомков аллополиплоидов, совершенно непредсказуемы. Во многом они зависят от происхождения родительских видов, вступивших в скрещивание.

Из-за давности прошедших эволюционных событий у многих естественно возникших аллополиплоидов родительские виды неизвестны, поэтому повторить начальные этапы видообразования экспериментально невозможно. В этом отношении большую ценность для исследователя представляют гибридные зоны видообразования, где одновременно продолжают произрастать и новый вид, и его родительские виды. К таким наглядным и хорошо документированным событиям относится появление вида *Spartina anglica* [4]. Родина рода *Spartina*, включающего 14 видов, — Новый Свет, побережье Атлантического и Тихого океанов. В Старом Свете, вдоль африканского и европейского побережий, до XIX в. на соленых болотах встречались колонии только одного вида — *S.maritima* ($2n$ = 60). Вероятно, этот дикорастущий злак завезли на корабле из Северной Америки. Таким же способом в 1829 г. попал в Великобританию и другой вид — *S.alterniflora* ($2n$ = 62), устойчивый к солончакам и низинам, затапливаемым морской водой.

В XIX в. оба вида совместно произрастали вблизи Саутгемптона на юге Великобритании. Там в 1870 г. обнаружили стерильный, вегетативно размножающийся гибрид, образовавшийся между этими видами и получивший название *Spartina* × *townsendii* ($2n$ = 62). Примерно через 20 лет в результате удвоения числа хромосом у гибрида возник плодовитый аллополиплоид, быстро размножающийся и корневищами. В 1968 г. его назвали *S.anglica* ($2n$ = 124).

Поскольку родительские виды, популяции гибрида первого поколения и аллополиплоида сохранились в естественных условиях, представилась возможность исследовать последствия этого непродолжительного периода эволюции. Установлено, что у обоих родителей, произрастающих вблизи Саутгемптона, отсутствует внутривидовое генетическое разнообразие, но между ними имеются существенные различия, в том числе и в структуре геномов. В связи с этим их гибриды стерильны, а у аллополиплоида выражен гетерозис (гибридная сила) по проявлению многих признаков. Считают, что такое видообразование уникально, поскольку все известные популяции аллополиплоида — нового вида *S.anglica* — представлены единственным генотипом.

В отличие от родительских видов и гибрида первого поколения, популяции *S.anglica* очень пластичны, устойчивы к изменениям внешних условий и способны быстро аккумулировать прибрежные отложения в среде с недостатком кислорода. Эту особенность вида, иногда называемого кордовой травой, решили использовать для закрепления засоленных болотистых побережий морей и океанов. Вид получил распространение в Северной Европе, Китае, Австралии, Новой Зеландии и Северной Америке. К настоящему времени его популяции широко расселились вдоль побережий в виде сплошного плотного субстрата, что привело к подавлению природных экосистем. Сегодня кордовую траву отнесли к особо опасным видам растений. На борьбу с ним тратятся большие средства, разрабатываются технологии по уничтожению его популяций и по переработке растительного субстрата на биотопливо. В то же время *S.anglica* остается уникальным объектом для изучения видообразования на основе отдаленной гибридизации и полиплоидизации.

Создание гибридов сопровождалось также накоплением данных об особенностях генетически обусловленных барьеров несовместимости, сложившихся в процессе эволюции и контролирующих изоляцию между растениями разных таксономических групп. Выделены основные типы несовместимости, проявляющиеся при межвидовых и межродовых скрещиваниях растений и развитии гибридов первого поколения: прогамная (при прорастании пыльцы и пыльцевых трубок); сингамная (во время двойного оплодотворения); эмбриональная, или постгамная (в период развития зародыша и эндосперма); постэмбриональная (с начала развития гибридов первого поколения).

В своей работе Дарвин писал, что «гибриды, полученные

от различных видов, иногда очень хилы, низкорослы и погибают в раннем возрасте», тем самым указав на проявление определенных механизмов несовместимости при отдаленных скрещиваниях. Действительно, эти наблюдения Дарвина связаны с постэмбриональной несовместимостью. Сегодня их можно было бы объяснить результатом действия генов гибридного некроза (*Ne*) и гибридной карликовости (*D*). Так, все виды пшеницы обладают этими генами, но их действие проявляется только у гибридов и вызывает задержку развития растений или их гибель [5].

В ходе получения отдаленных гибридов разработаны методы преодоления несовместимости, затрагивающей начальные этапы скрещивания и развития гибридных зародышей [6]. Для нормализации оплодотворения и развития зародышей применяется обработка фитогормонами опыленных цветков или материнских растений. Для спасения гибридных зародышей — выращивание их на искусственных питательных средах. Впервые этот метод использовал немецкий биолог Ф.Лайбах в 1925 г. при получении межвидовых гибридов льна.

Культивируя изолированные зародыши, можно получать новые гибридные комбинации, восстанавливающие фертильность. Так, скрещивание дикорастущего ячменя *H.marinum* subsp. *gussoneanum* ($2n$ = 28) с мягкой пшеницей *T.aestivum* ($2n$ = 42) очень затруднено. Однако выращивая изолированные зародыши в культуре *in vitro*, особенно вместе с «нянькой» (незрелым эндоспермом культурного ячменя), удается получить жизнеспособные, хотя и стерильные гибриды первого поколения [7].

Ячменно-пшеничные гибриды хорошо размножаются вегетативно в условиях *in vitro*. Для этого молодые соцветия, достигшие 0.5 см, вычленяют из боковых побегов гибридного растения и помещают в стерильных условиях на агаризованную питательную среду. Она должна включать фитогормоны, например ауксины, вызывающие дедифференциацию соматических клеток и образование каллусной ткани. Разросшийся каллус затем делят на фрагменты и пересаживают на среду с цитокининами и ауксинами, которые стимулируют развитие побегов и корней (рис.2). Мы получили от одного эксплантa (молодого соцветия) в культуре *in vitro* более 350 проростков, большая часть которых содержала такое же число хромосом, как и исходный гибрид. Обработка регенерировавших в каллусной культуре проростков раствором колхицина привела к развитию аллополиплоидов с восстановленной фертильностью.

Рис.2. Развившиеся из каллусной ткани регенеранты ячменно-пшеничного гибрида.

Более того, и исходные ячменно-пшеничные гибриды, и регенеранты, не обработанные колхицином, восстанавливали фертильность после первого же возвратного скрещивания с пшеницей. Каждое гибридное растение давало большое разнообразие плодовитых потомков, многие из которых имели хромосомы как мягкой пшеницы, так и дикорастущего ячменя [8]. У этих растений, фенотипически близких мягкой пшенице, обнаружен ряд признаков, характерных для дикорастущего ячменя, в том числе повышенное содержание белка в зерне. Этот пример — яркое подтверждение выявленного Дарвином отсутствия строгого параллелизма между трудностью получения гибридов первого поколения и проявлением стерильности у их потомков.

Анализируя особенности скрещивания разных видов и развития отдаленных гибридов, Дарвин обратил внимание на различия морфологических признаков, жизнеспособности и фертильности у реципрокных гибридов, описанные в разных работах и наблюдаемые им самим. Он писал: «*Под реципрокным скрещиванием между двумя видами я подразумеваю тот случай, когда, например, ослица скрещивается с жеребцом, а кобыла с ослом; в этом случае можно сказать, что эти два вида скрестились взаимно. Часто замечается величайшее различие в легкости получения реципрокных скрещиваний*». «*...Сверх того, гибриды, происшедшие от реципрокных скрещиваний, часто различаются по фертильности*».

По сути, речь идет о проявлении гибридного дисгенеза — развитии генетических аномалий, приводящих к стерильности гибридов. В отличие от гетерозиса (гибридной силы), обусловленного благоприятным сочетанием генов и стабильностью гибридного генома, дисгенез — следствие его нестабильности. Молекулярные механизмы этого синдрома, связанные с активацией мобильных генетических элементов, наиболее хорошо изучены у плодовой мушки *Drosophila melanogaster* [9]. Так, у гибридов, полученных в результате скрещивания самок из М-линии (maternal) с самцами из Р-линии (paternal), выявляется дисгенез. Однако когда скрещивается самка из Р-линии с самцом из М-линии (реци-

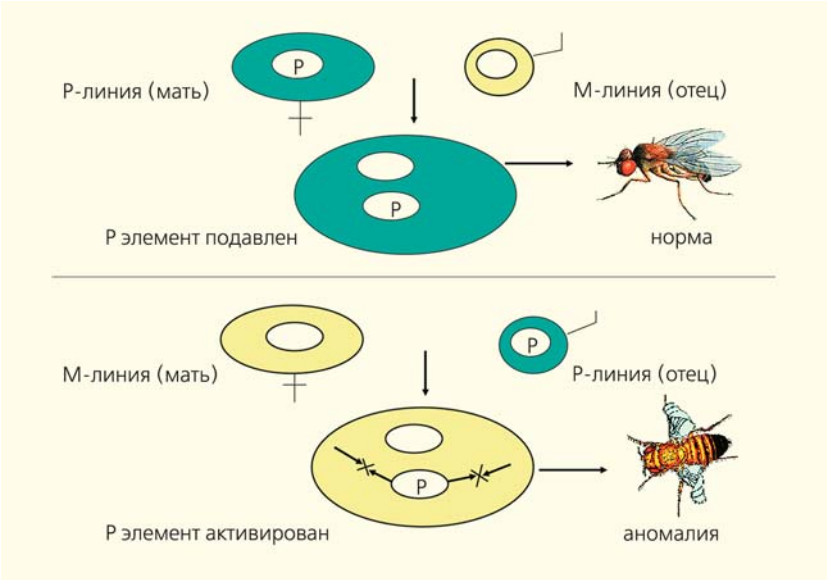
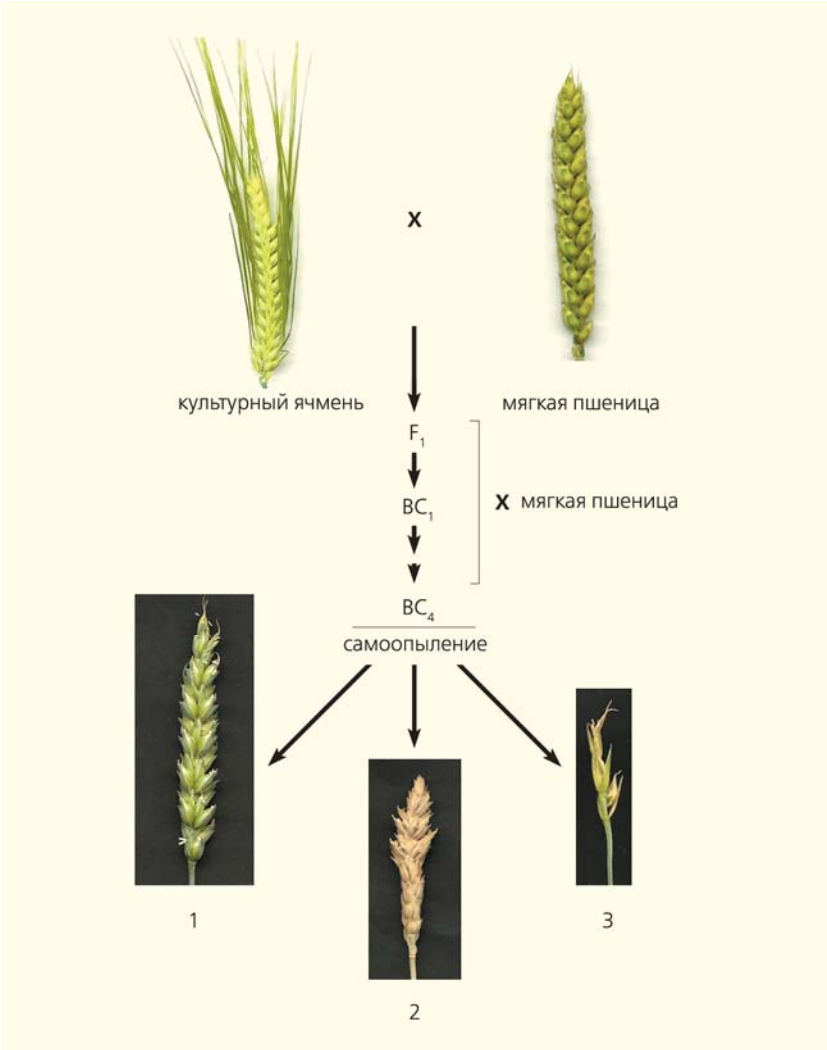


Рис.3. Схема реципрокных скрещиваний P-линии и M-линии *Drosophila melanogaster*.



прокное скрещивание), потомство развивается нормально (рис.3). Дисгенез вызывается присутствующим в ядерном геноме P-линии P-фактором (транспозоном), который активируется под действием M-цитоплазмы, наследуемой по материнской линии.

Таким образом, проявление гибридного дисгенеза есть результат ядерно-цитоплазматического конфликта. При отдаленной гибридизации в одном организме объединяются не только ядерные, но и цитоплазматические геномы (у животных — митохондриальный, а у растений — митохондриальный и пластидный), наследуемые по материнской линии. Межгеномная несовместимость может проявиться либо только между ядерными геномами, либо между цитоплазматическими и ядерными вместе. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия генетически детерминированы. Например, у пшеницы обнаружены гены, контролирующие ядерно-цитоплазматическую совместимость при функционировании ядерного генома пшеницы при наличии цитоплазмы других видов.

Вместе с тем в последние годы выяснили, что при отдаленных скрещиваниях нарушается эволюционно закрепленная передача цитоплазматических геномов строго по материнскому типу (однородительское наследование). Например, у гибридов культурного ячменя с рожью или культурного ячменя с мягкой пшеницей присутствуют определенные последовательности митохондриальной ДНК

Рис.4. Схема получения разных по проявлению фертильности потомков ячменно-пшеничных гибридов.
1 — колос хорошо развитого фертильного растения; 2 — колос частично фертильного растения; 3 — недоразвитый колос карликового растения.

(мтДНК), которые наследовались и от материнского, и от отцовского генотипов [10].

Среди потомков ячменно-пшеничных гибридов после последовательных возвратных скрещиваний с мягкой пшеницей выделили три основных типа растений: хорошо развитые, фертильные и высокопродуктивные; недостаточно развитые, с небольшим числом зерновок (частично фертильные растения); рано погибающие стерильные карлики с недоразвитыми колосьями, с фенотипическими проявлениями гибридного дисгенеза (рис.4).

Изучение особенностей ядерного генома у потомков ячменно-пшеничных гибридов показало, что после возвратного скрещивания гибридов с отцовским генотипом (пшеницей) формируется новый геном мягкой пшеницы, в котором из ядра постепенно вытесняется геном ячменя. Это характерно для всех трех типов гибридных потомков. Однако судьба последовательностей мтДНК у потомков ячменно-пшеничных гибридов оказалась разной. У хорошо развитых фертильных гибридных потомков присутствовали последовательности мтДНК только отцовского (пшеничного) типа; у частично фертильных растений — и отцовского (пшеничного), и материнского (ячменного); у рано погибающих стерильных карликов одни участки мтДНК были представлены и ячменными, и пшеничными копиями, а другие — только ячменными.

Цитогенетический анализ показал, что в делящихся соматических клетках этих растений присутствует множество нарушений, связанных с разрывами хромосом и потому ведущих к ранней гибели растений [11]. Таким образом, Дарвин был совершенно прав, когда писал, что стерильность у отдаленных гибридов связана с тем, что «...вся организация расстроена соединением в ней двух различных по происхождению форм», что позднее Мак-Клинток назовет «геномным шоком».

* * *

Мы рассмотрели лишь малую часть примеров, иллюстрирующих современные представления об аспектах отдаленной гибридизации, интересовавших Дарвина. Остается много нерешенных вопросов, в том числе связанных с генетическими и эпигенетическими механизмами реорганизации геномов при отдаленной гибридизации и аллополиплоидизации. Решение этих вопросов будет способствовать, с одной стороны, углублению наших знаний о роли отдаленной гибридизации в эволюции, а с другой — успешному развитию одного из направлений биотехнологии — хромосомной инженерии, ориентированной на увеличение генетического разнообразия культурных растений на основе отдаленных скрещиваний. ■

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48600 и 08-04-00598) и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» (11.1).

Литература

1. *Gross B.L., Rieseberg L.H.* // J. Heredity. 2005. V.96. №3. P.241—252.
2. *Soltis P.S., Soltis D.E.* // PNAS. 2000. V.97. P.7051—7057.
3. *Chen Z.J., Ni Z.* // BioEssays. 2006. V.28. P.240—252.
4. *Salmon A., Ainouche M.L., Wendel J.* // Molecular Ecology. 2005. V.14. P.1163—1175.
5. *Наскидашвили П.П.* Межвидовая гибридизация пшеницы. М., 1984.
6. *Першина Л.А.* Основные методы культивирования *in vitro* в биотехнологии растений. Новосибирск, 2005.
7. *Pershina L.A., Numerova O.M., Belova L.I., Devyatkina E.P.* // Euphytica. 1998. V.100. P.239—244.
8. *Трубачеева Н.В., Бадаева Е.Д., Адонина И.Г. и др.* // Генетика. 2008. Т.44. №1. С.81—89.
9. *O'Hare K., Driver A., McGrath S., Johnson-Schlitz D.M.* Distribution and structure of cloned P-elements from the Drosophila melanogaster P strain pi 2 // Genet. Res. 1992. V.60. P.33—41.
10. *Синявская М.Г., Аксенова Е.А., Першина Л.А. и др.* // Вестник ВОГИС. 2005. Т.9. №4. С.505—511.
11. *Бадаева Е.Д., Першина Л.А., Бильданова Л.Л.* // Генетика. 2006. Т.42. №2. С.198—209.

Феномен бабочки в эволюции

А.А.Сураков

Андрей Александрович Сураков, *кандидат биологических наук, научный сотрудник Центра по исследованию бабочек им.Макгваера (Флорида), редактор научного журнала «Tropical Lepidoptera Research». Область научных интересов — таксономия и систематика, экология, функциональная морфология, паразитизм.*

Говорят, что каждый сложный вопрос, как правило, имеет поначалу только один простой, но неверный ответ. В школе мы учили, что индустриальный меланизм у березовой пяденицы (*Biston betularia*) в Великобритании служит простым и четким примером действия естественного отбора: светлая форма бабочки, встречающаяся на светлых, покрытых лишайниками деревьях эволюционировала в черную. Как экспериментально показали оксфордские ученые Б.Кетлевелл и Е.Б.Форд, движущей силой изменения была охота птиц: из-за загрязнения воздуха в Англии в конце XIX — начале XX в. исчезли лишайники, что сделало древесные стволы более темными. Птицы уничтожили светлых бабочек, и только темные имели шанс оставить потомство. Однако все было не так просто, как до сих пор представляется в школьных учебниках и статьях из энциклопедий.

Когда я формировал демонстрационную витрину в Макгваеровском центре чешуекрылых и биологического разнообразия (Флорида, 2004), я тоже использовал пресловутых березовых пядениц как пример адаптации. Чтобы сфотографировать образцы, я обратился к коллекции британских бабочек, собранной тремя поколениями семьи Кей. Я решил разместить в витрине бабочек того же вида, но из Северной Америки и светлой, и темной формы. По иронии судьбы, именно североамериканская популяция пяденицы внесла сомнения по поводу происхождения индустриального меланизма. Оказывается, меланизм возникал и поддерживался в Северной Америке точно так же, как и в Великобритании, но без затемнений на коре деревьев. Вероятно, меланизм возник в результате изменения окружающей среды (загрязнения воздуха), но не как адаптация к цвету фона, на котором бабочки сидели.

Обратиться к причинам меланизма меня побудила недавно вышедшая (2002) книга английской журналистки Дж.Хупер «Среди людей и бабочек»*, в которой детально рассматривается дискуссия о березовой пяденице. Автор делает следующий вывод: «*Тот факт, что “доказательство, которого не хватало Дарвину”* [именно так эксперименты с березовой пяденицей были представлены миру оксфордской группой. — *А.С.*] *было несовершенным, не опровергает теорию эволюции. Возможно, березовой пяденице, как перегруженным ослам некоторых греческих островов, просто пришлось нести слишком большую ношу*» [перевод *А.С.*].

Механизм меланизма

Известно, что существуют разнообразные меланистические формы бабочек, связанные с сезонностью: генетически идентичные организмы дают морфологически различные формы в ответ на изменения условий среды. Пример такой бабочки, обычной в европейской части России, — пестрокрыльница изменчивая (*Araschnia levana*, семейство Nymphalidae). У ее летней формы крылья черные с белыми полосками, а у весенней — красноватые. Обе формы, а также промежуточные варианты могут быть получены в экспери-

© Сураков А.Н., 2009

* *Hooper J.* Of the Moths and Men: An Evolutionary Tale.

ментах за счет изменения температуры содержания гусениц во время критических периодов их развития. У белянок (семейство Pieridae) темно окрашенные бабочки чаще встречаются ранней весной и осенью. Появление темных особей кажется адаптивным, поскольку у них больше возможностей для аккумуляции солнечного тепла, особенно необходимого в прохладное время года. Как показали эксперименты по скрещиванию, березовая пяденица отличается от арашнии и белянок тем, что ее темная и светлая формы передаются по наследству в соответствии с законами Менделя. Предположения более ранних исследователей, что меланистические формы возникают в ответ на экологические изменения (загрязнение воздуха), а затем наследуются, назвали «ламаркизмом» и высмеяли. Тогда никому не пришло в голову, что оба эти механизма (экологический и генетический) участвуют в регуляции окраски одновременно, и наиболее вероятное объяснение заключается в проявлении и непроявлении наследуемых признаков.

Кетлевелл и Форд не рассматривали механизм, когда окраска генетически обусловлена, но индуцируется экологическими факторами. Ведь тогда почти ничего не знали о генетике окраски крыльев у бабочек. Но уже в 1995 г. Д.Б.Ронтри и Х.Ф.Нийхут показали, что экологические факторы, такие как фотопериод и температура, меняют секрецию гормона экдистерона во время развития куколки [1]. Экдистерон способствует развитию бледной формы, а в его отсутствие появляется темная. В экспериментах по скрещиванию выяснилось, что за фенотип с темной окраской, который детерминирован генетически и не подвержен экологическому влиянию, отвечает один рецессивный ген. Однако этот же фенотип можно индуцировать, изменяя секрецию гормона. Инъекции экдистерона и перекрестные пересадки имагинальных дисков крыла между бабочками линии с генетически обусловленной темной окраской и дикой линии много дали для понимания механизма развития двух фенотипов. Оказалось, что ген темной окраски не влияет на эндокринную систему, однако изменяет физиологический ответ организма куколки на той стадии развития, которая следует за периодом чувствительности к гормону, стимулирует синтез оммахромовых пигментов, специфичных для крыла. Благодаря селективному давлению на полигенную норму реакции, генные комплексы могут продуцировать два совершенно разных фенотипа.

Мутация в единичном локусе, делающая фенотип чувствительным к генетическим и экологическим модификациям (для березовой пяденицы это, возможно, загрязнение среды обитания), способна выявить скрытую генетическую изменчивость, приводящую к пластичности фенотипа. Генетически закрепить фенотипически пластичные признаки позволяет последующая селекция, новые мутации уже не нужны. Такой процесс, на-

Разные степени меланизма у березовой пяденицы. В Великобритании до недавнего времени меланизм был примером действия естественного отбора в изменившихся условиях естественной среды.

званный генетической аккомодацией, описывают У.Сузуки и Х.Нийхут у гусениц табачного бражника (*Manduca sexta*) [2]. У них наличие или отсутствие меланизма регулируется одним главным геном, связанным с половой хромосомой, и многими генами-модификаторами, каждый из которых проявляет небольшой эффект. Это говорит о том, что в основе механизма генетической аккомодации лежат генетические изменения, и это согласуется с теорией адаптивной эволюции.

Тот факт, что гены, связанные с половой хромосомой, участвуют в регуляции полифенизма, подтверждают некоторые из экспериментов Т.Сарджента, которые подорвали выводы Кетлевелла о наследуемости меланизма березовой пяденицы по менделевским законам. Хотя менделевские соотношения действительно воспроизводятся в экспериментах, но те гусеницы, которые питались старыми проростками и росли медленно,

Гусеницы *Xylophanes tersa* демонстрируют полиморфизм, обусловленный разной степенью меланизма.

давали 2/3 меланистических самок, а гусеницы, выкормленные молодыми проростками и росшие быстрее, давали 2/3 светлых самок. Сейчас благодаря работам Нийхута мы знаем, что гормоны включают и выключают гены меланизма у видов, демонстрирующих полифенизм. Для этого необходим только сигнал из окружающей среды на критической стадии развития личинки или куколки. Для гусениц березовой пяденицы таким сигналом могла быть покрытая сажей растительность, которой они питались, и в результате у них изменился уровень экдистерона.

Нийхут предполагает, что фенотипическая пластичность характерна для любого признака любого организма, так как это его исходное состояние. Именно оно управляется физиологическими процессами, чувствительными к изменчивым факторам среды: температуре, влажности, обеспеченности питательными веществами, солевому и ионному составу. Механизм, работающий одновременно и по селективному, и по физиологическому пути, гарантировал бы популяции более быструю адаптацию к изменениям окружающей среды, чем один лишь естественный отбор. Вот почему все математические модели, разработанные для обоснования экспериментов Кетлевелла, не могли объяснить ту скорость, с которой меланистические бабочки возникли в Великобритании, а затем исчезли.

Тем не менее без селективного давления был бы невозможен наблюдаемый направленный сдвиг в фенотипах. Остается только удивляться, почему столь горячими оказались дискуссии вокруг березовой пяденицы. Кажется очевидным, что наблюдавшаяся у этого вида адаптация была случаем *эволюции* (если мы определяем последнюю как изменение частоты аллелей в течение времени). Эксперименты, проведенные Б.Грантом, Д.Оуэном и К.Кларком, привели к заключению, что «*изменения частот аллелей в популяции пяденицы были*», хотя эти изменения и произошли «*в отсутствие ощутимых перемен во флоре лишайников*» [3].

Меланизм и мимикрия

Я не вижу никаких оснований исключать хищничество птиц как один из факторов, который способствовал отбору, только потому, что оно редко случается или даже его вообще никто и никогда не видел в естественных условиях. Многие обычные события редко замечают лишь потому, что люди не проводят достаточно времени «в поле» или потому, что ведут наблюдения в неподходящее время или не там, где нужно. Например, в прошлом году я впервые наблюдал, как самец бабочки длиннокрылой зебры (*Heliconius charithonia*) — одной из самых распространенных в Северной Америке — спаривается с самкой, еще не вышедшей из куколки. Мне посчастливилось снять все это на пленку и на видео. Биология геликониид изучена лучше, чем каких-либо других бабочек, а спаривание с куколкой хорошо известно из лабораторных наблюдений и даже описано в учебниках. Однако оно почти никогда не наблюдалось в природе, и многие считают его артефактом, обусловленным содержанием в неволе.

Когда я собирал на свет ночных бабочек в Коста-Рике, утром после сборов иногда снимал с белой простыни ту или иную бабочку и подбрасывал ее в воздух, чтобы птицы могли поймать ее. И они ловили почти всех подброшенных бабочек, но никогда даже не трогались с места, если это была несъедобная бабочка, будь то ядовитая медведица или бражник с острыми длинными шпорами на голенях, способными поранить птичьи глаза. С тех пор я питаю огромное уважение к «таксономическим способностям» птиц.

И еще один пример замечательного умения птиц распознавать добычу визуально. Сотрудники нашей лаборатории привезли и разместили тысячу куколок папилионид криптической окраски в их родной среде обитания, где они когда-то жили, а потом исчезли. Мы распределили их по всему лесу, в местах, в которых, как нам казалось,

Североамериканская сатурния Ио в покое обычно прячет глазки на нижних крыльях, имитируя лист дерева, но резко обнажает их при приближении хищника.

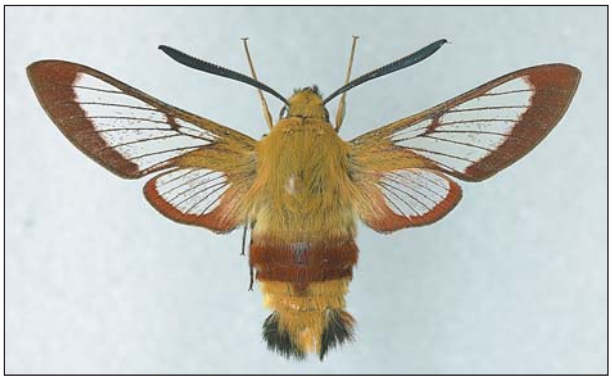
Бабочки рода *Hamadryas*, встречающиеся в Латинской Америке, часто отдыхают на коре деревьев, с которой они отлично сливаются.

хищники их не найдут. Однако на следующей неделе в этом районе проходила миграция певчих птиц, и все куколки, за немногими исключениями, были съедены!

Насекомые, как правило, плодовиты, и природа играет в жестокие игры с их потомством, давая шанс на воспроизводство менее чем 1% особей. Хотя большинство из нескольких сот особей погибает на стадии личинки или куколки под влиянием абиотических факторов и паразитов, многих уничтожают птицы. Давление отбора не может быть постоянным, и иногда, как было с нашими несчастными куколками, оно может быть очень сильным. Кроме того, любая нормальная популяция проходит через периоды высокой и низкой численности, которая временами снижается так сильно, что особи с любыми селективными преимуществами (а иногда и без них) начинают немедленно преобладать.

Полиморфизм — очень распространенная стратегия, позволяющая бабочкам уходить от селективного давления, связанного с поведением птиц. Так, знаменитые бабочки каллимы (*Kallima*) напоминают листья. Примечательно, что благодаря тонким изменениям генетического контроля при формировании рисунка на крыльях ни один из «листьев» не похож на другой. За исключением токсичных видов и некоторых бабочек, имитирующих их (опасность запечатлена в памяти у птиц), большинство чешуекрылых, особенно ночных, склонны к изменчивости рисунка на крыльях, что снижает вероятность быть слишком быстро распознанными птицами.

Р.Брэкфилд и Т.Ларсен полагают, например, что часто встречающиеся в тропиках разные фенотипы бабочек сатирид сухого сезона и сезона дождей адаптивны [4]. Они работают по принципу перехода из состояния пассивной формы защиты в активную. Во время влажного сезона у бабочки на краях крыльев есть крупные и яркие глазчатые пятна, которые отвлекают внимание атакующей птицы. Она переносит удар клювом с головы (смертельно опасный) на крыло (что не столь серьезно — бабочки могут летать даже после потери 50% поверхности крыльев). Во время сухого сезона глазчатые пятна малы или совсем отсутствуют,



Бабочка *Euchromia collaris* из семейства медведиц (Arctiidae), обитающая на Соломоновых о-вах, похожа на осу и свою несъедобность демонстрирует яркими цветами. Внизу шмелевидка жимолостевая (*Hemasis fuciformis*) по форме и поведению подражает шмелю.

Бабочка *Kallima inachus*. Хорошо видна изменчивость защитной окраски нижней стороны крыла.

и окраска полностью криптическая. Интересно, что эти изменения соответствуют поведению бабочек: в течение влажного сезона они активнее, чем в период сухого. Видимо, в каждом случае репродуктивный успех оптимизирован благодаря взаимодействию фенотипа и поведения.

Точно так же, как и с меланизмом березовой пяденицы, в основе этого предположения — не экологические эксперименты, а здравый смысл. Но люди, собирающие бабочек, хорошо знают, что разрывы крыла как раз на месте глазчатых пятен встречаются очень часто, поэтому гипотеза о переносе удара клюва кажется вполне вероятной. Есть и другие хищники, использующие зрение при охоте, например богомолы, пауки и ящерицы. Недавние эксперименты показали, что глазки на крыльях бабочек их тоже обманывают.

Изучение генетики наследования глазчатых пятен у бабочек в лаборатории Ш.Кэрролла (Университет Висконсина) помогло ответить на вопрос, как возникают новые морфологические признаки. В эволюции бабочек глазчатые пятна появлялись как новые элементы рисунка из специальных центров-организаторов. Их формирование связано с возникновением новых типов экспрессии в целой цепочке генов.

Половой или естественный отбор?

А.Монтейро (Йельский университет) предполагает, что половой отбор участвует в формировании рисунка крыла, в частности дорзальных глазчатых пятен у бабочек рода *Bicyclus* [5]. Оказывается, самки выбирают самцов, «исходя» из размеров и яркости глазков в ультрафиолетовом свете (в нем бабочки способны видеть). На этом основании заключили, что скорее выбор полового партнера самками, чем избегание хищников, был важным фактором отбора на ранних этапах эволюции глазчатых пятен у предков чешуекрылых. Это исследование открывает очень сложную проблему, имеющую отношение к экспериментам по меланизму. Мы очень мало знаем о половых

Бабочка *Bicyclus dekeyseri* из Западной Африки. У рода *Bicyclus* рисунок крыла формируется под действием полового отбора: самки выбирают самцов «исходя» из размеров и яркости глазков в ультрафиолетовом свете (в нем бабочки способны видеть).

Бабочки из рода *Calisto*, встречающиеся лишь на Карибских о-вах, в природе часто имеют мутацию (глазок с двойным центром), которую у бабочек *Bicyclus* можно получить только в лаборатории под воздействием мутагенных факторов.

Коллекция бабочек голубянок рода *Agrodiaetus*, включающая много сестринских видов, обитающих совместно и порознь. У первых обычна различная окраска крыльев, а у вторых — одинаковая, независимо от эволюционного возраста. Это объясняется тем, что самки по окраске отличают самцов своего вида от чужих.

предпочтениях дневных бабочек и почти ничего — ночных. Современные исследования показывают: у бабочек довольно хорошее зрение и, видимо, рисунок крыла играет важную роль в выборе половых партнеров.

Дарвин первым предложил идею полового отбора, согласно которой для привлечения партнеров эволюция может привести к различиям во внешности и поведении особей разного пола. Однако не Дарвин, а Уоллес первым заметил, что самки, будучи обременены материнством, скорее, чем самцы, сталкиваются с разными рисками и проблемами. Уоллес и Бэйтс были хорошими лепидоптерологами и профессиональными коллекционерами бабочек. Они не только обнаружили мимикрию, феномен, которым пренебрег Дарвин, а Бэйтс детально описал, но и нашли, что у некоторых папилионид именно самки, а не самцы изменили окраску, чтобы походить на токсичные виды. Уоллес предположил, что самки с яйцами в брюшке не могут быстро ускользать от хищников и должны защищаться иными способами.

В 2008 г. К.Кунте изучил основанную на ДНК филогению 200 видов папилионид, обратив особое внимание на виды с развитым половым диморфизмом [6]. У большинства папилионид самцы и самки внешне сходны и никому не подражают. Но есть виды, у которых именно самки, а не самцы, приобрели новый облик и стали похожими на ток-

Самки некоторых бабочек, в том числе и *Orgyia leucostigma*, рождаются с рудиментарными крыльями только для того, чтобы спариться и тут же отложить яйца.

У многих видов бабочек спаривание носит насильственный характер. Самцы *Acraea epaea* атакуют самок. Удачливый самец (он безжизненно висит вниз головой) не только «перекачивает» самке сперматофор (капсулу, наполненную сперматозоидами и питательными веществами), но и выделяет сфрагис (пробку), предотвращающий самку от дальнейшего спаривания. Внизу: наружный сфрагис у бабочки аполлона.

сичных бабочек, т.е. изменили свой внешний вид для защиты. Например, у некоторых самок вида *Papilio glaucus* вместо ярко-желтой окраски, которая еще сохраняется у самцов и родственных видов, появилась более темная, обеспечившая сходство с ядовитыми бабочками *Battus philenor*.

Говоря о мимикрии, связанной с полом, нельзя не вспомнить пионерное исследование папилиониды *Papilio dardanus*, обитающей в Африке к югу от Сахары. Еще Е.Б.Форд в 30-е, а также К.Кларк и Ф.Шеппард в 50-е годы XX в. обнаружили у самок многочисленные морфы (самцы выглядели более или менее одинаково) и определили, что они подражают различным несъедобным видам африканских данаид. Проводя скрещивания между особями разных рас и морф *P.dardanus*, Кларк и Шеппард обнаружили, что рисунок, определяющий мимикрию, контролируют гены, сцепленные в пределах одной хромосомы. Эти гены почти всегда доминантные, что предотвращает появление промежуточных форм. Тем не менее на других хромосомах существуют гены-модификаторы, которые доводят мимикрию до совершенства. Концепция супергена, используемая в исследованиях по генетике групп крови человека и гемофилии, как раз основывается на работах Кларка, в которых объектом экспериментов были бабочки [7]. Нийхут установил, что изменчивость папилионид контролируется по крайней мере 11 аллелями единственного локуса, и описал механизм, посредством которого один ген влияет на разнообразие фенотипов. Все это проливает свет на процессы, с помощью которых могли возникнуть эти сложные системы разных фенотипов в пределах одного вида [8].

Глазами бабочки

В отличие от папилионид с цветовым полиморфизмом у самок, у бабочек голубянок (Lycaenidae) различная окраска крыльев характерна скорее для самцов. В.Лухтанов (Санкт-Петербург), А.Данченко (Москва) и Н.Кандул (Гарвард), изучая основанное на ДНК филогенетическое древо голубянок рода *Agrodiaetus*, обнаружили, что у самцов эволюционно молодых сестринских видов, обитающих совместно, окраска крыльев различна. В то же время самцы видов, населяющих разные регионы, окрашены одинаково, независимо от эволюционного возраста. Лухтанов объясняет появление этих различий тем, что самки по окраске отличают самцов своего вида от самцов чужого. Таким образом, окраска крыльев у самцов служит ключевым признаком в формировании репродуктивной изоляции и обеспечивает возможность сосуществования эволюционно близких видов [9].

Это открытие кажется особенно значительным в свете последних находок, сделанных в лаборатории А.Бриско (Университет штата Калифорния в Ирвайне). В ее группе установлено, что не только разные виды бабочек, но даже самцы и самки одного вида видят мир по-разному, поскольку зрение обеспечивается разными зрительными пигментами [10]. В той же лаборатории выявлена также связь между зрением бабочек и окраской крыльев. Два близкородственных вида бабочек могут

Коста-риканская бабочка хвостатка, у которой настоящая голова слева, а «ложная» (к ней сходятся все линии на крыльях) более заметна для хищника.

Бабочка хвостатка, потерявшая часть крыла (где была ложная голова), но абсолютно жизнеспособная. Именно эту часть птицы чаще всего атакуют.

иметь отличную окраску и видеть цвета иначе: одна группа — в красно-зеленом спектре, а другая — в сине-ультрафиолетовой его части. Изменения цветовой восприимчивости, которые влияют на способность бабочек различать оттенки, обусловлены дупликацией генов. Вероятно, отсюда и начинается процесс запечатления привлекательности определенных цветов и рисунков.

Исследование Бриско может объяснить, каким образом виды почти одинаковой окраски способны различать друг друга: просто они видят цвета по-разному. Например, очень похожие по окраске ленточник *Limenitis archippus* и монарх *Danaus plexippus* в ультрафиолетовой части спектра совершенно разные. Эта пара видов — еще один прекрасный пример того, как описанный в учебниках феномен бэйтсоновской мимикрии, когда съедобный ленточник подражает ядовитому монарху, был разрушен: Д.Ритленд и Л.Брауер (Университет Флориды) доказали, что ленточник просто несъедобен, так же как и монарх [11]. Если монарх питается ядовитым ваточником (*Asclepias*) и получает его токсины, то ленточник кормится листьями ивы, которые содержат ядовитую салициловую кислоту. Этот тип мимикрии, когда несколько несъедобных видов подражают друг другу, называется мюллеровской мимикрией, и встречается он в природе гораздо чаще, чем считалось ранее.

Враги бабочек

В штате Флорида в течение лета (шесть месяцев) бабочки-геликонииды (*Heliconius*) откладывают сотни яиц на пассифлору — кормовое растение гусениц. Сразу же на яйцах можно видеть одного из множества обитающих здесь видов муравьев. Пассифлора привлекает их сладким нектаром, выделяемым из секреторных органов. Муравьи, в свою очередь, платят растению тем, что защищают его от насекомых-фитофагов. В прошлом году я получил из гусениц 30 куколок, но 90% из них превратились не в бабочек, а в мухтахин. Приходится только удивляться, что некоторые яйца все же проходят все стадии развития и на свет появляются бабочки.

Интересно, что взаимодействие растений, фитофагов и паразитов изучали, используя бабочек в качестве модельных организмов. Так, К.де Мораес (Пенсильванский университет) обнаружила, что растения «зовут» паразитоидов на помощь, когда секреты слюнных желез гусениц попадают в ткань листьев [12]. Еще удивительнее, что «сигнал SOS», посылаемый растением, зависит от вида

Некоторые глазки на крыльях бабочек-сатирид служат для внутривидовой коммуникции. Какова функция этих вентральных глазков у армянской бабочки *Pseudochazara pelopea,* пока не выяснено.

Бабочки *Heliconius charithonia* — одни из самых распространенных в Северной Америке.

Североамериканская бабочка *Junonia coenia,* на которой Х.Ф.Нийхут изучал механизм образования рисунка.

питающихся им гусениц. Но это днем, а ночью то же самое растение выделяет другой «сигнал», по которому приближающаяся самка бабочки узнает, что растение уже занято гусеницами*.

Известно, что в некоторых природных популяциях бабочки *Acraea encendon* самок в семь раз больше, чем самцов. Д.Оуэн обнаружил, что в потомстве некоторых самок встречаются только самки, а у остальных потомство с правильным (1:1) соотношением полов. Оуэн думал, что смещенное соотношение полов обусловлено мейотическим драйвом половых хромосом. Только в конце 90-х годов XX в. выяснили, что неправильное соотношение полов инициировано цитоплазматическими бактериями из рода *Wolbachia***.

* См. также: *Гиляров А.М.* Растения зовут на помощь перепончатокрылых хищников // Природа. 1998. №10. С.109.

** *Захаров И.А.* Бактерии управляют половым размножением насекомых // Природа. 1999. №5. С.28—34.

Парусник *Papilio glaucus*. Самцы и самки этого рода обычно внешне сходны и никому не подражают.

В Западной Африке я наблюдал необычное поведение бабочек-нимфалид рода *Acraea* во время копуляции — несколько самцов подстерегали самку, хватали ее прямо на лету и сбивали на землю. Оказывается, такое неджентльменское брачное поведение заходит еще дальше: самцы выделяют в половые пути самки специальную пробку (сфрагис), и спаривание самки с другими партнерами становится невозможным. Аналогичное поведение свойственно и бабочкам-аполлонам, у которых сфрагис находится не внутри половых путей, а снаружи, и часто имеет видоспецифичную форму.

Надежда на любителей?

Известно, что если одна область науки вытесняется другой, это вовсе не означает, что старая область больше не нужна. В настоящее время энтомологическая таксономия вымирает из-за нехватки финансирования и отсутствия новых студентов. Однако это не значит, что таксономические исследования стали менее важными, чем раньше, или что это занятие старомодно. Сейчас в моде молекулярная генетика. Естественно, что она получает больше денег и рабочих мест. Однако натуралисты с сачками все еще нужны.

Таксономические коллекции бабочек теперь стали еще и источником ДНК. Лепидоптерологи-генетики, используя бабочек в качестве модельной группы, разработали метод, позволяющий определять виды с помощью короткого, как правило, видоспецифичного фрагмента митохондриальной ДНК***. Двое из них — натуралист Д.Дженсен из Коста-Рики и генетик П.Эбер из Канады — разработали этот подход, изучая чешуекрылых

*** *Захаров И.А., Шайкевич Е.В., Ившин Н.В.* ДНК-штрихкодирование в энтомологии // Природа. 2007. №9. С.3—9.

Коста-Рики. Недавно российский энтомолог Лухтанов вместе со специалистами Канады и Флориды, исследуя бабочек Средней Азии, убедились, что метод Дженсена и Эбера — эффективный инструмент для определения видов.

Несмотря на новые возможности для систематики, открывшиеся благодаря молекулярным методам, ДНК-штрихкодирование все же требует привлечения таксономии и коллекции. Ведь кто-то сначала должен определить экземпляры до вида по старым морфологическим признакам. К сожалению, тип ученого-систематика стремительно исчезает и заменяется молекулярным биологом, который редко выглядывает за пределы своей лаборатории и даже не знает, на что похожи объекты его исследований. Если эта тенденция продолжится, любители вновь скоро останутся единственными носителями знаний о живых объектах.

Монарх *Danaus plexippus* (вверху) и ленточник *Limenitis archippus*, очень похожие по окраске благодаря мимикрии, отличаются в ультрафиолетовой части спектра.

Охрана бабочек

Ситуация в области лепидоптерологических исследований обстоит гораздо лучше, чем ситуация с охраной бабочек. Тысячи популяций, многие из которых представлены уникальными видами или подвидами, ежедневно исчезают с лица Земли. Многие виды занесены в Красные книги, что теоретически узаконивает защиту самих бабочек и мест их обитания. На деле, однако, лишь в нескольких странах, таких как Соединенные Штаты, существуют более или менее серьезные программы по изучению и защите видов бабочек, находящихся на грани уничтожения.

Недавно созданная программа Инициатива по охране бабочек (Butterfly Conservation Initiative) объединяет десяток зоопарков, университетов и государственных (местных и федеральных) учреждений вместе с такими любительскими организациями, как ассоциация любителей бабочек (North American Butterfly Association). В задачу этого объединения входит разработка мер, необходимых для охраны редких видов, разведение и реинтродукция их и их кормовых растений в прежние места обитания. Важность охраны беспозвоночных все более осознается, особенно в связи с кризисным состоянием насекомых-опылителей, влияющим на сельское хозяйство. Бабочки, будучи наиболее хорошо изученным отрядом насекомых, составляют лучшую (и в настоящее время лидирующую) группу-модель для изучения проблем охраны природы. ■

Литература

1. *Rountree D.B., Nijhout H.F.* // J. Insect Physiol. 1995. V.41. №12. P.1141—1145.
2. *Suzuki Y., Nijhout H.F.* // J. Evol. Biol. 2008. V.21. P.57—66.
3. *Grant B.S., Owen D.F., Clarke C.A.* // J. of Heredity. 1999. V.87. P.351—357.
4. *Brakefield P.M., Larsen T.B.* // Biol. J. Linn. Soc. 1984. V.22. P.1—12.
5. *Robertson K.A., Monteiro A.* // Proced. R. Soc. B. 2005. V.272. P.1541—1546.
6. *Kunte K.* // Proc. R. Soc. B. 2008. V.275. P.1617—1624.
7. *Clarke C.A., Sheppard P.M.* // Evolution. 1963. V.17. P.404—413.
8. *Nijhout H.F.* // Evolution and Development. 2003. V.5. №6. P.579—592.
9. *Lukhtanov V.A., Kandul N.P., Plotkin J.B. et al.* // Nature. 2005. V.436. P.385—389.
10. *Sison-Mangus M.P., Briscoe A.D., Zaccardi G., Knüttel H., Kelber A.* // J. of Experimental Biology. 2008. V.211. P.361—369.
11. *Ritland D.B., Brower L.P.* // Nature. 1991. V.350. P.497—498.
12. *Moraes G.M.de, Lewis W.J., Pare P.W., Tumlinson J.Y.* // Nature. 1998. V.363. P.570—574.

Рецензии

Биография теории Дарвина

М.Д.Голубовский,
доктор биологических наук
Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники РАН

Небольшая книга известного историка теории эволюции Я.М.Галла, посвященная 200-летию со дня рождения Ч.Дарвина и 150-летию выхода в свет «Происхождения видов», обращена к широкому читателю. Ее особенность в том, что это не биография жизни и деятельности Дарвина, а биография его эволюционной теории, которую великий биолог создавал и совершенствовал несколько десятилетий. Автор привлекает к анализу не опубликованные еще на русском языке несколько томов записных книжек Дарвина по «трансмутации видов», а также изданные в конце 1970-х его «Красную записную книжку» («The Red Notebook») и большую рукопись 1856—1858 гг. под названием «Естественный отбор».

Историк анализирует три периода становления теории: размышления об эволюции, начатые еще во время путешествия на «Бигле», наброски концепции 40-х годов и рождение зрелой концепции естественного отбора. В поисках ответа на вопрос о причинах разнообразия видов и их гармонии со средой Дарвин выходил далеко за пределы биологии. Круг его чтения в 1837—1839 гг. был удивительно широк: философия, демография, социология, статистика. Бельгийский статистик А.Кетлэ, автор «нормального распределения», нередко гостил в Кембридже, вел переписку с бывшим в 1837—1840 гг. президентом Геологического общества математиком и философом У.Уэвеллом (1794—1866). А Дарвин в то время был секретарем этого общества и, конечно, был в курсе популяционного статистического подхода к анализу социальных процессов в обществе и изменчивости.

© М.Д.Голубовский

Автор прослеживает, по каким направлениям развивалась теория Дарвина после 1839 г., анализируя его рукописи 1842 и 1844 гг. Парадоксально, но именно в этот период теория Дарвина представляла модель эволюции, напоминающую современную теорию пунктуализма. Оказывается, Дарвин-геолог сильно влиял на развитие концепции эволюции Дарвина-биолога. Эволюционный процесс, считал Дарвин в это время, идет циклами: периоды активного видообразования сменяются периодами эволюционного застоя. Вертикальные движения материков выступают главными причинами эволюционного процесса и в фазе «архипелага» происходит быстрое видообразование. В последующей стадии идет отбор видов в совершенстве приспособленных к среде. Парадоксально, но Дарвин на первых этапах пользовался языком своего учителя богослова У.Пэйли в Кембридже. Книга Пэйли по естественной теологии начиналась известным аргументом о создателе на примере с находкой часов на дороге. В отличие от камня, не вызывающего вопросов, находка часов, показывающих время, неизбежно вызывает вопрос о создателе, творце этих часов, его замысле или цели, для которой часы созданы. Точно так же красота и совершенство природы говорят о замысле Творца.

А иначе как могла возникнуть адаптация организма к среде и гармония в природе? Кроме то-

Я.М.Галл. ФОРМИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА.

СПб.: ЛГУ им. А.С.Пушкина 2007. 85 с.

го, виды не могут возникнуть естественным путем, так как все места (стации) уже заняты другими видами. Позднее в своей автобиографии Дарвин писал о книгах Пэйли: *«Для сдачи экзамена на степень бакалавра искусств необходимо было также изучить сочинения Пэйли «Основания христианства» [«Evidences of Christianity»] и «Нравственная философия» [«Moral Phylosophy»]. Я проделал это самым тщательным образом и убежден, что мог бы по памяти полностью изложить «Основания» и притом очень точно, но, разумеется, не таким ясным языком, как у Пэйли. Логика этой книги и, могу прибавить еще, его «Натуральной теологии» [«Natural Theology»] доставила мне такое же удовольствие, как Эвклид. Тщательное изучение этих трудов, без попытки заучить какой-либо раздел наизусть, было единственной частью академического курса, которая, как мне казалось тогда и как я убежден и теперь, была хоть сколько-нибудь полезна для воспитания моего ума. В то время предпосылки Пэйли меня нисколько не интересовали, я принимал их на веру, очарованный и убежденный длинной цепью доказательств»*. Галл показывает, как эволюционная мысль Дарвина на первых этапах двигалась в рамках идей естественной теологии.

В июле 1842 г. Дарвин «решил доставить себе удовольствие» и набросал карандашом 35 страниц резюме своей теории, а затем «в течение лета 1844 г. расширил эту рукопись до очерка на 230 страницах, который «тщательно переписал». Свой очерк Дарвин держал в секрете ото всех (даже от Лайеля!), кроме своего младшего друга, знаменитого ботаника-путешественника сэра Джозефа Гукера (1817—1911). Его отец основал знаменитый Ботанический сад Кью, который Дж.Гукер возглавлял с 1805 г. в течение 20 лет. В январе 1844 г Дарвин пишет Гукеру письмо, где еще видны и сомнение, и самоирония: *«Теперь я полностью убежден (вопреки прежнему моему мнению), что виды не неизменны (это как признание в убийстве)… Я думаю, я нашел (это предположение!) простой путь, каким виды становятся адаптированы. Вы, вероятно, хмыкнете и подумаете про себя: «Ну что это за человек, на которого я трачу время и которому пишу». Пять лет назад я сам бы подумал так»*. Гукер 15 лет хранил в тайне этот набросок, пока в 1858 г. он не послужил доводом, что Дарвин ранее Уоллеса пришел к концепции отбора.

В заключительном разделе книги автор показывает, как теологические доводы были оставлены Дарвином в его «большой книге» 1859 г. Особенно интересен анализ в этом плане работ Дарвина по систематике усоногих раков. Здесь родилось его убеждение, что диапазон изменчивости велик, и естественный отбор всегда имеет материал для работы. На вопрос, зачем так много изменчивости существует в природе, Дарвин отвечал: виды адаптируются к разнообразной среде обитания, а изменчивость выступает материалом для такого хода событий.

Концепция борьбы за существование стара как мир. Но Дарвин, по мнению автора, создал свой вариант, где в центр исследований поставил не вид, а индивид. Это привело к популяционной концепции «борьбы за существование». Именно соединение идеи конкуренции с идеей о наследовании изменений позволило Дарвину отказаться от теологической идеи об абсолютно совершенной адаптации видов. Адаптация всегда относительна по отношению к реальным или потенциальным конкурентам.

Особое внимание Галл уделил формированию принципа дивергенции, в котором сошлись все теоретические новшества Дарвина в 50-е годы. Принцип дивергенции позволил преобразовать «пунктуализм» Дарвина 40-х годов в более широкий взгляд на эволюционный процесс, который включал элементы градуализма, эволюционного застоя и быстрого видообразования.

В заключение Галл ставит интересные методологические вопросы о развитии научной теории. Он убедительно доказывает, что научная теория более радикально меняется в результате внутреннего диалога ученого, чем в результате критической деятельности научного сообщества. ■

Сны о науке: жизнь Чарлза Дарвина в русском воображении

О.А.Зубарева
Государственный Дарвиновский музей
Москва

Выставка с таким необычным названием, приуроченная к 200-летию великого естествоиспытателя, проходила в небольшом английском городе Вулверхамтоне с 26 ноября 2008 г. по 19 января 2009 г. Выбор места для проведения этого юбилейного мероприятия был не случайным. Ведь Вулверхамтон расположен в родных для Дарвина местах: он находится недалеко от Шрусбери — города, где родился юбиляр, и от городка Личфилда, где жил его дед, Эразм Дарвин, знаменитый натурфилософ и поэт XVIII в.

© Зубарева О.А., 2009

Вулверхамптон — это небольшой, но очень старинный городок в центральной части Англии, недалеко от Бирмингема. В годы промышленной революции Вулверхамптон стал известен благодаря производству лакированных изделий из папье-маше и металла и ювелирных изделий из стали, а в XIX в. как центр угледобывающей промы-

Картинная галерея г.Вулверхамптона.

шленности. Предприниматели и покровители искусства и образования Вулверхамптона в 1884 г. основали художественную галерею. В настоящее время ее коллекция включает произведения изобразительного и декоративно-прикладного искусства, материалы, связанные с историей городка и его окрестностей, и т.д. Галерея ведет очень активную выставочную деятельность, предлагая посетителям выставки произведений современных художников, принимая передвижные выставки, организованные другими музеями, проводя выставки материалов из собственных фондов.

Один из сотрудников галереи, будучи в Москве, посетил наш музей. У него возникла идея познакомить жителей Вулверхамптона с художественными фондами Дарвинского музея, показав работы двух русских художников, практически неизвестных в Англии.

Дело в том, что особенность нашего музея — одного из немногих музеев мира, полностью посвященных эволюции, — наличие в его коллекциях и экспозициях не только естественнонаучных объектов, но и произведений искусства. Фонд произведений изобразительного искусства начал формироваться в музее параллельно с основными естественнонаучными коллекциями. Основатель музея А.Ф.Котс считал, что такое сочетание делает экспозицию музея зрелищной, привлекательной и более понятной для посетителя. Вот почему с музеем сотрудничали многие известные художники: В.А.Ватагин, К.К.Флеров, А.Н.Комаров, Н.Н.Кондаков, В.В.Трофимов и др. Сегодня наш музей, отметивший в 2007 г. свое столетие, — один из крупнейших естественнонаучных музеев мира и один из самых посещаемых музеев в Москве.

На выставку, посвященную юбилею Дарвина, отобрали работы двух художников — В.М.Евстафьева и М.Д.Езучевского.

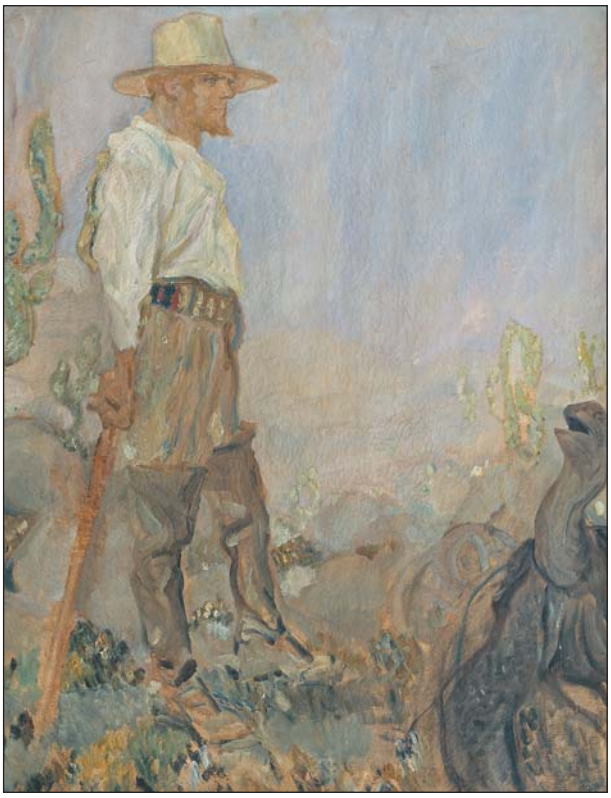
Михаил Дмитриевич Езучевский (1880—1928) — портретист, знаток истории, быта и костюма минувших эпох. Родился в Москве, окончил кадетский корпус, но военной карьерой не интересовался, главным его увлечением всегда была живопись. В 1901 г. в чине прапорщика ушел в запас, после чего стал посещать студию художника-акварелиста Н.А.Мартынова, где одновременно с ним занимались А.Ф.Котс, В.А.Ватагин, И.С.Ефимов. В 1902 г. Езучевский уехал за границу: учился в парижской Академии искусств, побывал в Италии, Испании, на севере Африки. Вскоре он получил достаточную известность как художник, его работы стали появляться на выставках. С началом Первой мировой войны Езучевского призвали в действующую армию, во время одного из боев он попал в плен и вернулся в Россию только в 1918 г. В последующие четыре года работал в разных государственных учреждениях, а в 1922 г. пришел в Дарвиновский музей на должность ху-

М.Д.Езучевский.

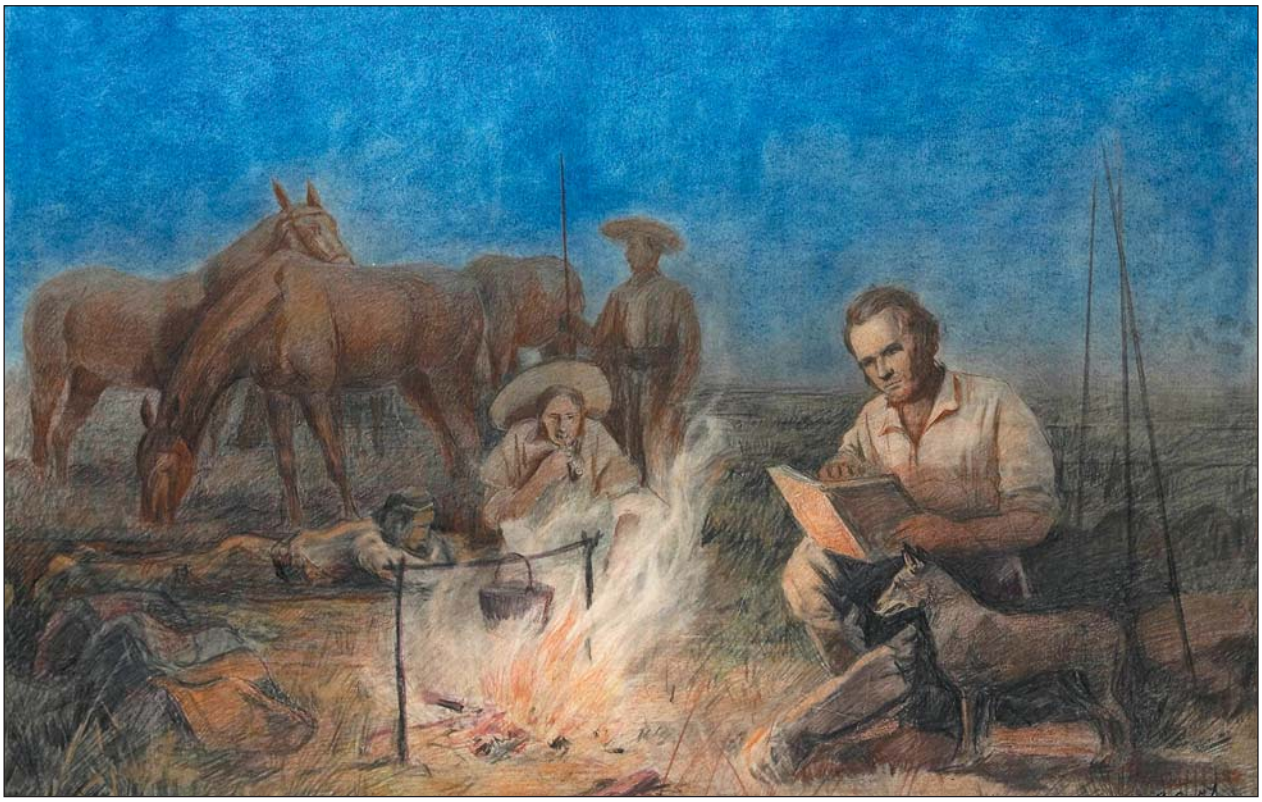
В.М.Евстафьев.

Дарвин и Фиц-Рой. В.М.Евстафьев. Пастель, карандаш.

Все картины из фонда Государственного Дарвинского музея.

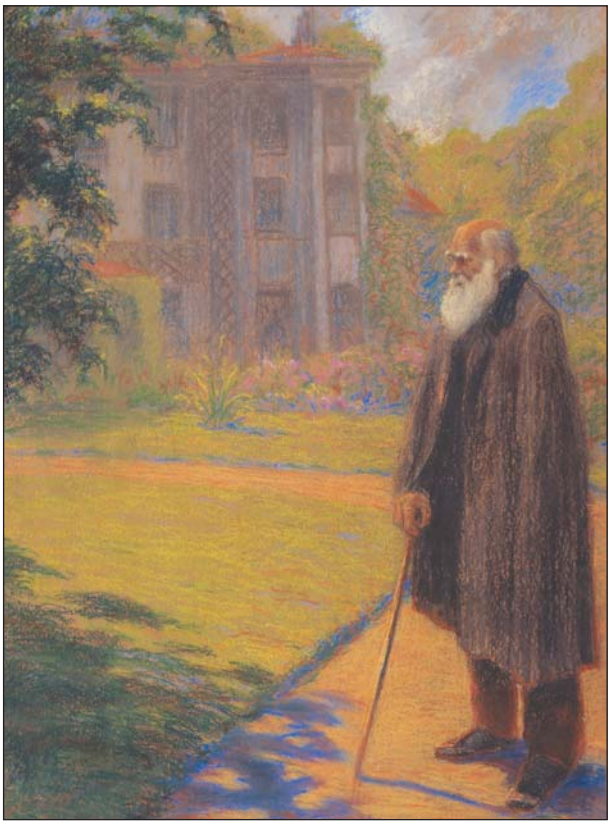


Работы М.Д.Езучевского: Дарвин на Галапагосском архипелаге (слева), Дарвин с черепом глинтодона. Масло.



Ночевка Дарвина в пампасах. В.М.Евстафьев. Пастель, карандаш.

Дарвин на охоте в степи. В.М.Евстафьев. Пастель, карандаш.



Ч.Дарвин перед домом в Дауне. М.Д.Езучевский. Пастель.

дожника, дававшую ему возможность занятий живописью. В музее им были выполнены три серии картин, связанные с историей эволюционного учения Дарвина, естествознания, борьбы церкви и науки. Четвертая серия, философская, осталась незавершенной. В экспозицию выставки в Вулверхамптоне помимо работ, посвященных жизни Дарвина, включены пастели Езучевского, посвященные другим ученым, — Ламарку, Кювье, Бюффону.

Второй художник, представленный на выставке, Виктор Михайлович Евстафьев (1916—1989), — человек другого поколения. Учиться живописи он начал довольно поздно, только после Великой Отечественной войны, которую прошел и был награжден орденами и медалями. В 1953 г. Евстафьев окончил студию при Московском товариществе художников, где учился у И.Лейзерова, Г.Смирнова, М.Маторина. Он много путешествовал по стране (был на Урале, Кавказе, в Сибири, Прибалтике, Центральной России). Результатом этих поездок стали многочисленные графические и живописные произведения на исторические и современные темы. С 1953 г. участвовал в выставках, а в 1975-м был принят в члены Союза художников СССР. Для Государственного Дарвиновского музея художник создал серии картин на разные сюжеты из истории науки, в том числе — серию графических листов, посвященных жизни Дарвина, которые и были показаны на выставке.

При всем различии судеб и особенностей творческих биографий двух художников, на выставке «Сны о науке» их объединила тема: большая часть показанных работ посвящена жизни Дарвина. Всего на выставке было представлено 26 графических листов (автор 10 из них — Езучевский, остальных — Евстафьев), на которых можно видеть Дарвина в детстве, в кругу семьи, на палубе «Бигля», с друзьями и учеными коллегами.

Название выставки может показаться странным, но оно объяснимо. Демонстрируемые работы оба художника создавали, полагаясь почти исключительно на собственное воображение и творческую интуицию. «Дарвин за чтением книги», «Генсло и Дарвин на прогулке», «Дарвин и Фиц-Рой», «Ночевка Дарвина в пампасах» — все эти сюжеты и образы пришли главным образом из прочитанных книг: «Автобиографии» Дарвина, изданий его писем, «Путешествия натуралиста вокруг света», а так же навеяны гравюрами и немногочисленными фотографиями, сопровождавшими эти издания. Но в целом это действительно — «жизнь Чарльза Дарвина в русском воображении», что вызвало живой интерес у публики.

На открытие выставки 26 ноября пришло более 200 человек, что достаточно много для столь небольшого музея. В основном это были люди, интересующиеся Дарвином или русским искусством и русской историей. В обычные дни среди посетителей можно видеть и школьников, которые знакомятся с жизнью и учением Дарвина в школьной программе, и взрослых, открывающих для себя русский взгляд на их соотечественника. Если современный житель Вулверхамптона захочет теперь посетить Россию, больше узнать о русской истории и культуре, а в Москве – ближе познакомиться с Дарвиновским музеем, цель выставки можно будет считать достигнутой.

В Великобритании координатор юбилейных мероприятий — Лондонский музей естественной истории (http://www.darwin200.org), и выставка в Вулверхамптоне легко вписалась в эти планы и даже оказалась одним из самых первых юбилейных мероприятий.

Для нас выставка «Сны о науке» также стала частью специальной юбилейной программы, подготовленной к 200-летию Чарльза Дарвина в Государственном Дарвиновском музее, среди мероприятий которой выставки, посвященные жизни знаменитого ученого и его трудам в разных областях науки, публикации на музейном сайте материалов, связанных с юбилеем, проведение всероссийской конференции естественнонаучных музеев России «Музейные формы популяризации эволюционной теории». ■

Женюсь, женюсь...

Дарвин был еще и тем замечателен, что не выбрасывал ни одной из своих бумаг. Тем самым он обеспечил своих биографов материалом и работой на века вперед. Нельзя сказать, что очень легкой работой, ибо почерк имел совершенно ужасный. В числе прочих бумаг в его архиве были обнаружены занимательные и поучительные заметки*, одну из которых мы приводим.

Вот в чем вопрос

Жениться

Дети (если даст бог) — постоянный спутник (друг в старости), который будет испытывать общие с тобой интересы, иметь совместные удовольствия и будет объектом твоей любви — во всяком случае, лучше, чем собака. — Семья и кто-то, заботящийся о доме. — Удовольствия, доставляемые музыкой и женской болтовней. Все это хорошо для здоровья. Буду вынужден делать визиты и принимать родственников. Но ужасная потеря времени.

Бог мой, невыносимо думать, что всю жизнь проведешь подобно бесполой пчеле, работая, работая, и в конце концов ничего. — Нет, нет, это не годится. Вообразить себе жизнь в одиночестве день за днем в прокоптелом, грязном лондонском доме. — [И] только представить себе: милая, нежная жена на диване, огонь в камине, и книги, и, быть может, музыка — [и] сравнить это видение с тусклой реальностью [дома на] Грейт-Марлборо-стрит. Жениться, жениться, жениться.

*Q.E.D.***

Не жениться

Ни детей (ни повторения себя в потомстве), никого, кто позаботился бы о тебе в старости. — Что за польза от работы без сочувствия со стороны близких и дорогих друзей? — Кто, если не родные, самые близкие и дорогие друзья для старика?

[Но зато возможность] свободно ходить, куда захочется, выбирать себе общество и [притом] малочисленное. Беседовать с умными людьми в клубах.

Не буду вынужден посещать родственников и подчиняться всяким мелочам, [буду свободен от] бремени расходов и забот о детях — быть может, [и от] ссор. [Если жениться] потеря времени — не смогу читать по вечерам — ожирение и безделье — заботы и ответственность — мало денег на книги и пр. — если много детей, быть вынужденным зарабатывать на хлеб. (Ведь очень вредно для здоровья работать слишком много.)

Быть может, моя жена не будет любить Лондон; тогда [я буду] осужден на ссылку [в деревню] и на деградацию [с превращением] в ленивого, праздного дурака.

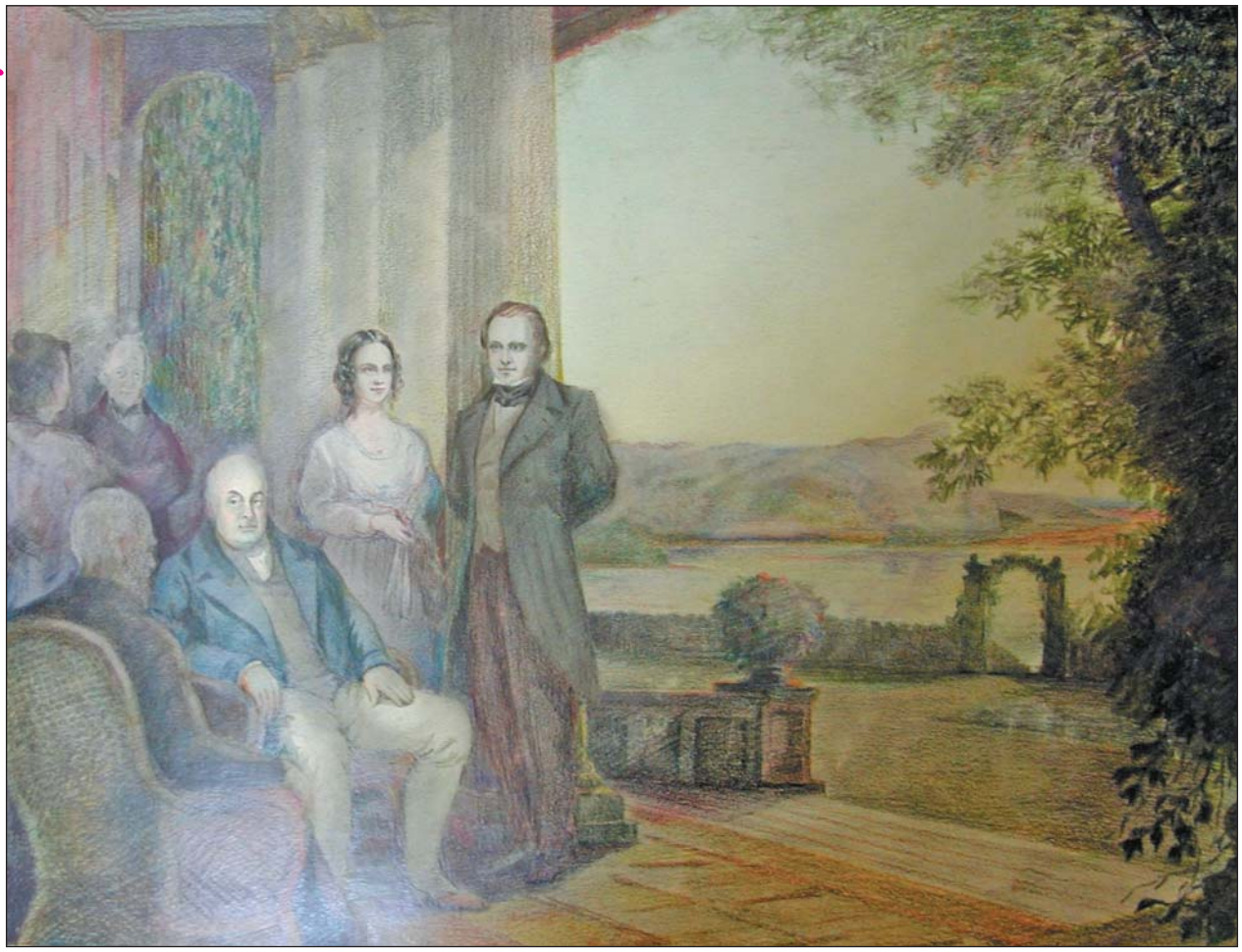
[На оборотной стороне страницы:]

[Итак], доказано, что необходимо жениться. Когда же — тотчас же или позже? Отец говорит — поскорее, иначе плохо, если иметь детей, [и кроме того] у одного [человека] характер более уступчивый, у другого чувства более живые, и если не жениться немедленно, можешь упустить много хорошего, чистого счастья.

Но тогда, если я женюсь завтра, возникло бы бесконечное множество хлопот и расходов на приобретение и оборудование дома, — споры из-за отсутствия общества — утренние визиты — неловкость — ежедневная потеря времени (разве что твоя жена окажется ангелом и будет побуждать тебя прилежно заниматься). — Затем, как я смогу управляться со всеми моими делами, если я буду вынужден ежедневно гулять с женой? — Увы! Я никогда не изучу французского языка — и не побываю на континенте [т.е. в Европе] — и не поеду в Америку — и не подымусь на воздушном шаре — и не предприму одинокой прогулки по Уэльсу, — бедный раб, тебе будет хуже, чем негру. — И затем, ужасная бедность (разве что твоя жена будет добрее ангела и будет обладать деньгами). — Пустяки, мой мальчик! Не унывай! Невозможно вести жизнь в одиночестве, с болезненной старостью [впереди], без друзей, без участия, без детей, смотрящих тебе прямо в лицо, на котором уже появляются морщины. Не унывай, уповай на случай — пристально посмотри вокруг себя — есть много счастливых рабов...

* *Дарвин Ч.* Две карандашные заметки // Ч.Дарвин. Сочинения. Т.9. М., 1959. С.87—89.

** Лат. Quod erat demonstrandum (Что и требовалось доказать).



Вечера в Мэре*. В.М.Евстафьев. Пастель, карандаш. Из фондов Государственного Дарвинского музея.

Биографы до сих пор не уверены в точной датировке этой бумаги. Ясно одно: Дарвин написал ее после того, как вернулся из путешествия на «Бигле». Возвращение это было странным. Он уходил в плавание безвестным студентом, влюбленным в очаровательную Фанни Оуэн**, а вернулся знаменитостью с разбитым сердцем. Фанни давно уже была замужем, и прошло то время, когда он, тая от нежности, плакал о ней («melting with tenderness I cry my dearest Fanny»***). Из солнечных тропиков он вернулся в холодный Лондон.

И вот тогда он расчертил лист бумаги на две части и написал все за и против женитьбы. Заметьте, имя невесты нигде не указано. Имел ли он в виду кого-то конкретно в этот момент? Вряд ли. Все это выглядит как безличный и холодный анализ аргументов и научно обоснованное заключение — женюсь.

На ком? Надо сказать, что в то время Дарвин был завидным женихом — молодым, знаменитым, благородным и красивым. И многие на него имели виды. Доподлинно известно, что большие надежды питали блестящие дочери профессора Леонарда Хорнера, лекции которого по геологии Дарвин слушал в Эдинбургском университете. И вроде бы на горизонте рисовался завидный брак. Через него Дарвин мог породниться со своим кумиром, выдающимся геологом Чарлзом Лайеллем, который был женат на одной из дочерей Хорнера. Выходит, что Дарвин отказался от этого брака именно благодаря своему научному анализу. Его пугали блеск будущей семьи, потеря времени на светские рауты, ненужная суета и необходимость подчиняться всяким мелочам. И судя по всему, избалованные дочери Хорнера явно не были добрее ангелов.

В середине 1838 г. Дарвин сделал предложение своей кузине Эмме Веджвуд. Они знали друг друга с раннего детства. И тем не менее, а может именно поэтому, предложение было не-

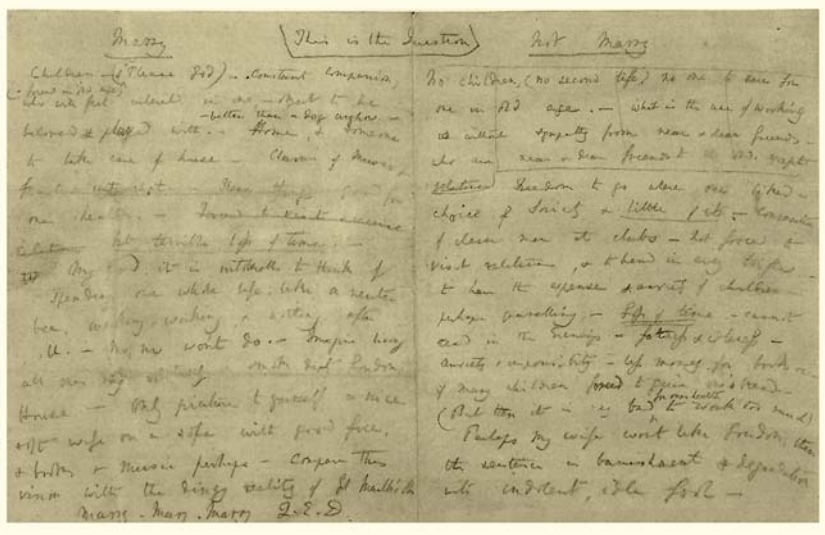
* Мэр — имение Дж.Веджвуда, дяди Дарвина, где Чарлз часто встречался со своей кузиной Эммой.

** *Бородин П.М.* Первая любовь Дарвина // Природа. 2005. №4. С.91.

** http://www.darwinproject.ac.uk/darwinletters/calendar/entry-164.html

ожиданностью для всех, и в первую очередь для Эммы. Предложение было принято, и 29 января 1839 г. состоялось их венчание в маленькой церкви в поместье Веджвудов.

А теперь давайте посмотрим, насколько сбылись надежды и опасения юного Дарвина.



Фрагмент рукописи «Вот в чем вопрос».

Надежды

Поразительно, но почти все они сбылись. Благодаря Эмме в его жизни появились *милая, нежная жена, и огонь в камине, и книги, и музыка.* В Эмме Дарвин нашел настоящего друга и защитника. Она была *добрее ангела и обладала деньгами.* Она посвятила ему всю свою жизнь: была сиделкой во всех его бесконечных и мучительных болезнях, переписывала его труды, читала ему романы. Она — ученица Шопена — играла для него на рояле, и не только для него, а еще для его дождевых червей. Дарвин пытался определить, как они реагируют на звуки. На рояль ставили горшок с червями, Эмма играла, а Дарвин наблюдал.

Опасения

Некоторые из них сбылись. Он так и не выучил французского языка. А зачем? Переводы делала Эмма. *Он не побывал на континенте и не поехал в Америку.* И самое печальное, он так и не полетал *на воздушном шаре.* Его жена действительно не любила Лондон (как, впрочем, и сам Дарвин). Они перебрались в деревню, но вместо деградации *в ленивого, праздного дурака*, эта ссылка принесла им мир, покой и простор для научных занятий.

Не сбылись опасения об ужасной бедности. Благодаря заботам отца и тестя (того самого дяди Джоза, который в свое время убедил отца отпустить Дарвина в путешествие на «Бигле»), а затем в результате благоразумных собственных инвестиций он довольно быстро стал достаточно богатым человеком. У него действительно было много детей (родилось 10, выжило семь), но ему не пришлось зарабатывать на хлеб. Не сбылись опасения о ссорах с женой. Забота о детях доставляла ему искреннее удовольствие. Они были ему верными помощниками в работе — Генриетта правила его книги; Френсис помогал в экспериментах, в том числе играл на трубе для проверки слуха дождевых червей. Дарвин счастливо избежал ужасной потери времени на визиты родственников, ссылаясь на свои реальные и выдуманные болезни. И Эмма делала все, чтобы хранить его покой.

В конце своей жизни Дарвин написал об Эмме такие слова:

*«Она — мое величайшее счастье, и я могу сказать, что за всю мою жизнь я ни разу не слыхал от нее ни единого слова, о котором я мог бы сказать, что предпочел бы, чтобы оно вовсе не было произнесено. Ее отзывчивая доброта ко мне была всегда неизменной, и она с величайшим терпением переносила мои вечные жалобы на недомогания и неудобства. Уверен, что она никогда не упускала возможности сделать доброе дело для кого-нибудь из тех, кто ее окружал. Меня изумляет то исключительное счастье, что она, человек, стоящий по всем своим нравственным качествам неизмеримо выше меня, согласилась стать моей женой. Она была моим мудрым советником и светлым утешителем всю мою жизнь, которая без нее была бы на протяжении очень большого периода времени жалкой и несчастной из-за болезни. Она снискала любовь и восхищение всех, кто находился вблизи нее»**. ■

* *Дарвин Ч.* Воспоминания о развитии моего ума и характера (автобиография). Дневник работы и жизни. М., 1957.

Правила для авторов

Журнал «Природа» публикует работы по всем разделам естествознания: результаты оригинальных экспериментальных исследований; проблемные и обзорные статьи; научные сообщения и краткие рефераты наиболее примечательных статей из научных журналов мира; рецензии; персоналии; материалы и документы по истории естественных наук. Поскольку статьи адресуются неспециалистам, желающим знать, что происходит в смежных областях науки, суть проблемы необходимо излагать ясно и просто, избегая узкопрофессиональных терминов и математически сложных выражений. Авторами могут быть специалисты, работающие в том направлении, тема которого раскрывается в статье. Без предварительной апробации научным сообществом статьи не принимаются, а принятые к публикации в «Природе» рецензируются и проходят редакционную подготовку.

Допустимый объем статьи — до 30 тыс. знаков (с пробелами). В редакцию статьи можно прислать по электронной почте прикрепленными файлами или на любом из следующих носителей: компакт-дисках CD-R или CD-RW; дисках DVD+R или DVD+RW; дисках Zip 100 Mb; на устройствах, поддерживающих USB. Для сжатых файлов необходимо представить свой архиватор. Самораспаковывающиеся архивированные файлы не принимаются.

Текст статьи, внутри которого библиографические ссылки нумеруются по мере цитирования, аннотация (на русском и английском языках), таблицы, список литературы и подписи к иллюстрациям оформляются одним файлом в формате MS с расширением doc, txt или rtf. Иллюстрации присылаются отдельными файлами. Если пересылаемый материал велик по объему, следует архивировать его в формат ZIP или RAR.

Принимаются растровые изображения в форматах: EPS или TIFF — без LZW-компрессии. Цветные и полутоновые изображения должны иметь разрешение не ниже 300 dpi, черно-белые (B/W, Bitmap) — не менее 800 dpi. Принимаются векторные изображения в формате COREL DRAW CDR (версии 9.0—11.0) и Adobe Illustrator EPS (версий 5.0—8.0).

Редакция высылает автору статью для согласования только в виде корректуры. Все авторские исправления необходимо выделять цветом, курсивом, полужирным шрифтом и т.д. и не трогать формулы и специальные символы (греческие буквы, математические знаки и т.п.), в которых ошибки не допущены.

Поступление статьи в редакцию подтверждает полное согласие автора с правилами журнала.

ПРИРОДА

Над номером работали

Ответственный секретарь
Е.А.КУДРЯШОВА

Научные редакторы
О.О.АСТАХОВА
Л.П.БЕЛЯНОВА
Е.Е.БУШУЕВА
М.Ю.ЗУБРЕВА
Г.В.КОРОТКЕВИЧ
К.Л.СОРОКИНА
Н.В.УЛЬЯНОВА
Н.В.УСПЕНСКАЯ
О.И.ШУТОВА

Литературный редактор
С.В.ЧУДОВ

Художественный редактор
Т.К.ТАКТАШОВА

Заведующая редакцией
И.Ф.АЛЕКСАНДРОВА

Младший редактор
Г.С.ДОРОХОВА

Перевод:
С.В.ЧУДОВ

Набор:
Е.Е.ЖУКОВА

Корректоры:
Л.М.ФЕДОРОВА
М.В.КУТКИНА

Графика, верстка:
А.В.АЛЕКСАНДРОВА

Свидетельство о регистрации
№1202 от 13.12.90

Учредитель:
Российская академия наук,
президиум
Адрес издателя: 117997,
Москва, Профсоюзная, 90

Адрес редакции: 119049,
Москва, Мароновский пер., 26
Тел.: (499) 238-24-56, 238-25-77
Факс: (499) 238-24-56
E-mail: priroda@naukaran.ru

Подписано в печать 16.02.2009
Формат 60×88 1/8
Офсетная печать, усл. печ. л. 10,32,
усл. кр.-отт. 67,8 тыс., уч.-изд. л. 12,2
Заказ 1040
Набрано и сверстано в редакции

Отпечатано в ППП типографии «Наука»
Академиздатцентра «Наука» РАН,
121099, Москва, Шубинский пер., 6